Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/diestoffprodukti00boys

Bo.
B

Die Stoffproduktion der Pflanzen

Von

Dr. P. Boysen Jensen
o. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen

Mit 43 Abbildungen im Text

291/45
9. 33
30.

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1932

1395.

Alle Rechte vorbehalten
Printed in Germany

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit bildet eine zusammenfassende Darstellung einer Reihe von Untersuchungen über Stoffproduktion, die ich seit 1910 teils allein, teils zusammen mit Dr. Detlev Müller veröffentlicht habe. Über die tragende Idee dieser Untersuchungen sei namentlich auf Abschnitt B verwiesen. Sie bilden einen Versuch, den Schwerpunkt der Lehre von der Stoffproduktion der Pflanzen dorthin zu verlegen, wo sie meiner Meinung nach liegen muß: In die CO_2-Assimilation der Blätter.

Ich habe Zweifel gehegt, ob es nicht verfrüht wäre, eine Darstellung wie die vorliegende auszuarbeiten, weil das experimentelle Material noch sehr dürftig ist. Namentlich könnte man fragen, ob ein Verfahren, wie es hier vorgeschlagen wird, überhaupt praktisch durchführbar ist. Indessen glaube ich diese Frage bejahen zu können. In den von D. Müller und mir ausgeführten Untersuchungen über die Stoffproduktion im Walde hat sich gezeigt, daß man in diesem Falle, wo doch die Bestimmungen besonders schwierig sind, praktisch brauchbare Zahlen erhalten kann. Ferner könnte man fragen, ob solche Untersuchungen von irgendwelcher Bedeutung sind. Auch hier glaube ich behaupten zu können, daß es in dieser Weise möglich sein wird, einen tieferen Einblick in die Arbeitsweise der Pflanzen und Pflanzenassoziationen zu gewinnen. Was mich aber namentlich zu dieser Veröffentlichung gedrängt hat, ist die Überzeugung, daß es mir nicht in übersehbarer Zeit möglich sein wird, eine Abschließung der hier behandelten Untersuchungen zu erreichen, und ich habe es daher für richtig gehalten, die Gesichtspunkte, die mich bei meinen Untersuchungen über Stoffproduktion geleitet haben, einmal in Zusammenhang darzustellen. Außerdem enthält das Buch verschiedene Versuchsergebnisse, die nicht anderswo veröffentlicht sind, z. B. über den Einfluß des Lichtes auf die Kohlensäureassimilation in Assimilationssystemen und über den Einfluß der Öffnungsweite der Stomata auf die Assimilationsintensität.

Von Mathematik wird man in diesem Buche ziemlich wenig finden, es ist meine Überzeugung, daß die begriffliche Analyse der hier behandelten Probleme der mathematischen Behandlung vorausgehen muß; doch soll nicht geleugnet werden, daß Annäherungsformeln eine gewisse praktische Bedeutung haben können. Eine Aufklärung geben sie aber nicht.

Eine Zusammenstellung der ganzen hierher gehörigen Literatur ist nicht beabsichtigt worden. Meine Darstellung beschäftigt sich hauptsächlich mit Assimilationsuntersuchungen, und eben auf diesem Gebiet sind in den letzten Jahren zwei vortreffliche Monographien von STILES (Photosynthesis, London 1925) und SPOEHR (Photosynthesis, New York 1926) erschienen, wo man die einschlägige Literatur nachsehen kann.

Pflanzenphysiologisches Laboratorium
der Universität Kopenhagen, 1931.

P. Boysen Jensen.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Die Produktionsfaktoren 1

B. Die Analyse der Stoffproduktion 4

C. Die Analyse der Stoffproduktion, wenn Wasser und edaphische Faktoren in optimaler Menge vorhanden sind 8

I. Die Stoffproduktion der Einzelpflanze 8

1. Stoffproduktion der Einzelpflanze mit konstantem Blattareal . . 9

a) Die Bruttoproduktion 9

α) Methodik. Bestimmung der CO_2-Assimilation, Respiration, Spaltöffnungsweite und Beleuchtungsstärke 9

β) Ist die Assimilationsintensität durch äußere Faktoren eindeutig bestimmt? 25

γ) Die Abhängigkeit der CO_2-Assimilation von Lichtintensität, Temperatur und CO_2-Spannung 26

δ) Licht- und Temperaturkurven 36

ε) Berechnung der Bruttoproduktion 36

b) Berechnung und Bestimmung der Nettoproduktion 38

c) Das Minimum des Lichtgenusses der jungen Holzpflanzen . . 42

d) Das Wachstum der jungen Holzpflanzen in verschiedenen Lichtstärken 47

2. Stoffproduktion bei Einzelpflanzen mit veränderlichem Blattareal 48

a) Sinapistypus 49

b) Cucumistypus 51

c) Schattenpflanzen 52

II. Analyse der Stoffproduktion in Pflanzenassoziationen 54

1. Die Assimilationssysteme 54

2. Die Bruttoproduktion in Pflanzenassoziationen als Funktion der Beleuchtungsstärke 57

3. Analyse der Stoffproduktion bei älteren Einzelpflanzen und in Pflanzenassoziationen 64

a) Die Stoffproduktion im Walde 64

α) Das Lichtgenußminimum der älteren Baumpflanzen 64

β) Die Stoffproduktion in Beständen von Holzpflanzen . . . 69

1. Methodik 69

2. Die Stoffproduktion innerhalb der verschiedenen Baumklassen in einem 12jährigen Eschenbestand 74

Seite

3. Änderungen der Größen der Zuwachsgleichung in einem Eschenbestand vom 12. bis 18. Jahr 77
4. Der Einfluß der Durchforstung auf die Stoffproduktion im Walde 80

b) Die Stoffproduktion in einem Bestande von einjährigen Pflanzen 86

c) Die maximale Ausbeute der Stoffproduktion 90

D. Der Einfluß des Wassers auf die Stoffproduktion 94

1. Die Bedeutung der Öffnungsweite der Stomata für die CO_2-Assimilation 94
2. Die Öffnungsweite der Stomata bei Waldbäumen 98

E. Die Beziehung zwischen Stoffproduktion und edaphischen Faktoren . . . 105

F. Die Beziehung zwischen Stoffproduktion und pathogenen Faktoren . . . 107

A. Die Produktionsfaktoren.

Wenn wir diesen Begriff im weitesten Sinne nehmen, so sind die Produktionsfaktoren nicht nur solche, die eine notwendige Bedingung der Stoffproduktion sind, wie z. B. die Nahrungsstoffe, Licht, Temperatur usw., sondern auch solche, die die Produktion in irgend einer Weise beeinflussen können, sei es, daß sie sich überall geltend machen, wie die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens, oder nur gelegentlich auftreten wie die pathogenen Faktoren, Pflanzengifte, Parasiten u. dgl. m.

Von den notwendigen Produktionsfaktoren besprechen wir erst die Nahrungsstoffe. Durch Analyse läßt sich die Pflanze in drei verschiedene Bestandteile zerlegen, die organischen Verbindungen, das Wasser und die Aschensubstanzen. Von diesen dürfen die ersten, die C-haltigen Verbindungen, als die wesentlichsten Bestandteile der Pflanzen betrachtet werden, und es sind daher auch diese, auf die wir bei den Untersuchungen über Stoffproduktion in erster Linie unser Augenmerk richten wollen. Diese Stoffe werden durch die CO_2-Assimilation gebildet, und man darf daher behaupten, daß das Rohprodukt der pflanzlichen Stoffproduktion in erster Linie die Kohlensäure der atmosphärischen Luft ist.

Das Wasser wird als solches direkt von der Umgebung aufgenommen, bei höheren Pflanzen durch das Wurzelsystem. Die Mineralverbindungen (Aschensubstanzen + Stickstoff) werden in gelöster Form gleichzeitig mit dem Wasser aufgenommen.

Eine Analyse der Pflanze zeigt, daß sie außer C, H und O mindestens 12—14 verschiedene Grundstoffe enthält, nämlich: N, S, P, Cl, Si, K, Na, Ca, Mg, Al, Mn, Fe und eventuell mehrere andere. Diese sind jedoch nicht alle notwendig für die Entwicklung der Pflanze. Durch Versuche mit Wasser- und Sandkulturen hat es sich gezeigt, daß z. B. eine Maispflanze sich in einer Nährlösung, die N, S, P, K, Ca, Mg und Fe enthält, normal entwickeln kann (d. h. sie kann ihren Trockensubstanzgehalt um mehrere Hunderte Prozent vermehren, kann Samen bilden usw.). Diese Stoffe sind alle notwendig; wenn nur einer fehlt, stockt die Entwicklung auf einem sehr frühen Stadium. Die Bedeutung dieser Grundstoffe ist sehr ver-

schieden. Einige (N, P, S, Mg und Fe) werden in organische Verbindung überführt und dienen in derselben Weise wie Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff zum Aufbau des Protoplasmas. K und Ca dagegen, die, soviel man weiß, nicht organisch gebunden vorkommen, haben eine mehr indirekte, aber darum nicht minder wichtige Bedeutung.

Ob vielleicht, außer den erwähnten, auch andere Grundstoffe in minimaler Menge notwendig sind, ist nicht leicht zu entscheiden. Es sind bei Versuchen mit Wasser- und Sandkulturen verschiedene Fehlerquellen vorhanden. Teils ist es sehr schwierig, ganz reine Verbindungen zu erhalten, teils finden sich in den Samen, die den Ausgangspunkt der meisten Kulturversuche dienen, Substanzen, die in die Keimpflanzen übergehen, und es ist daher nicht leicht, Pflanzen zu züchten, die nicht außer den notwendigen Grundstoffen auch andere in minimaler Menge enthalten. Zum Beispiel wird — wahrscheinlich mit Recht — behauptet, daß kleine Mengen von Bor, Mangan und Zink für die Entwicklung der Pflanze notwendig sind. Ein solcher Nachweis ist für die Pflanzenphysiologie sehr interessant, spielt aber in dieser Verbindung keine Rolle, weil solche Stoffe wohl immer in der Natur in genügender Menge vorhanden sind. Ja, wir können noch weiter gehen und sagen, daß von den notwendigen Mineralstoffen im allgemeinen eigentlich nur drei, N, P und K, die Stoffproduktion beeinflussen. Von den übrigen wird wohl meistens ein Überschuß vorhanden sein.

Außer den erwähnten Grundstoffen soll auch freier Sauerstoff wegen der Atmung in der Umgebung der Pflanze vorhanden sein, also nicht allein in der atmosphärischen Luft, sondern auch im Erdboden, im Wasser, kurz überall, wo Pflanzen oder Pflanzenorgane vorkommen können. Fehlt der Sauerstoff, wie es bisweilen in wassergesättigten Böden der Fall sein kann, dann müssen die Pflanzenorgane, die sich an solchen Stellen befinden, den Sauerstoff von oben durch das Interzellularsystem zugeführt haben.

Notwendige und sehr wichtige Produktionsfaktoren sind außer den Grundstoffen auch die physischen Faktoren, Licht und Temperatur. Das Licht bedingt die CO_2-Assimilation und dadurch die Stoffproduktion. Die Temperatur beeinflußt die Geschwindigkeit der meisten physiologischen Prozesse, die wir im folgenden besprechen werden. Sowohl Luft- wie Bodentemperatur kommen hier in Betracht.

Ferner wird die Stoffproduktion von vielen anderen Faktoren beeinflußt, teils solchen, die sich in allen Fällen geltend machen,

wie z. B. die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens, teils anderen, die mehr gelegentlich vorhanden sind. Zu dieser letzteren Kategorie rechnen wir namentlich die Faktoren, die in der Pflanzenpathologie besprochen werden. Weil diese die Pflanzen schädigen, sind sie auch für die Stoffproduktion von großer Bedeutung. Hierher gehören Pflanzengifte, SO_2, Meerwasser, verschiedene physische Faktoren, wie niedrige Temperaturen, bei denen die Pflanzen erfrieren, ferner Hagel, Eis usw. Aber die größte Bedeutung kommt hier den Parasiten zu, teils tierischer, teils pflanzlicher Herkunft. Diese greifen alle möglichen Pflanzenorgane an, Assimilationsorgane, Wurzeln usw. und vermögen dadurch die Stoffproduktion in mannigfaltiger Weise zu beeinflussen.

Die Stoffproduktionsfaktoren, die in der Natur für die Größe der Stoffproduktion Bedeutung haben, sind somit die folgenden: Die Luftarten CO_2 und O_2, Wasser und Mineralverbindungen, die die Grundstoffe Stickstoff, Phosphor und Kalium enthalten; ferner Licht, Temperatur, gewisse Bodeneigenschaften, z. B. die Wasserstoffionenkonzentration, und endlich die pathogenen Faktoren.

Wenn wir diese Produktionsfaktoren überblicken, lassen sie sich zwanglos in vier Gruppen einteilen. Die erste umfaßt die klimatischen Faktoren Licht, Temperatur und CO_2-Spannung, die namentlich durch ihre Wirkung auf die CO_2-Assimilation die Stoffproduktion beeinflussen. Die zweite Gruppe umfaßt nur das Wasser, das eine Zwischenstellung zwischen der ersten und der dritten Gruppe einnimmt, indem die Wasserversorgung der Pflanze teils durch die Größe des Niederschlages, teils durch die Bodeneigenschaften bedingt ist. Die dritte Gruppe, die edaphischen Faktoren, wird von den Bodeneigenschaften gebildet. Diese sind in den bisherigen Untersuchungen über Stoffproduktion vorzugsweise berücksichtigt worden, weil sie sich häufig, wenn sie der Pflanzenproduktion nicht günstig sind, durch menschliche Eingriffe ändern lassen. Hierher gehören in erster Linie die notwendigen Mineralverbindungen, die man, wenn sie in ungenügender Menge vorhanden sind, zuführen kann. Ferner kann man auch häufig ungünstige Bodeneigenschaften, die die Stoffproduktion vermindern können, verbessern; z. B. kann die Wasserstoffionenkonzentration des Bodens durch Zufuhr von Kalk geändert werden, und überschüssiges und schädliches Wasser kann durch Drainierung fortgeschafft werden. Die vierte und letzte Gruppe endlich wird von den pathogenen Faktoren gebildet.

B. Die Analyse der Stoffproduktion.

Um die Beziehungen zwischen Ertrag und Produktionsfaktoren bei Pflanzen zu beleuchten, geht man gewöhnlich in der Weise vor, daß man die verschiedenen Faktoren in optimaler Menge darreicht mit Ausnahme von einem, der in gestaffelter Menge zugeführt wird, wodurch es möglich wird, den Einfluß des betreffenden Faktors auf die Stoffproduktion zu untersuchen. Zum Beispiel wünscht man zu wissen, wie sich der Ertrag quantitativ mit der dargereichten Phosphatmenge ändert. Diese Aufgabe läßt sich in der Weise lösen, daß man, wie es z. B. PARKER[1]) getan hat, eine Serie von Wasserkulturversuchen mit Nährlösungen anstellt, die eine konstant gehaltene Menge von 0—5 mg PO_4 pro Liter enthalten, während die übrigen Nährstoffe im Verhältnis zum Phosphat im Überschuß vorhanden sind. Der Versuch wurde mit Mais angestellt. Die bei den verschiedenen Phosphatkonzentrationen erzielten Ernten finden sich in Tabelle 1 und in graphischer Darstellung in Abb. 1. Die Kurve, die man erhält und deren Form sehr charakteristisch ist, soll nicht näher besprochen werden. Es genügt die Bemerkung, daß es, wenn man in dieser Weise systematisch fortschreitet, möglich ist, den Einfluß der verschiedenen Wachstumsfaktoren auf den Ertrag festzulegen.

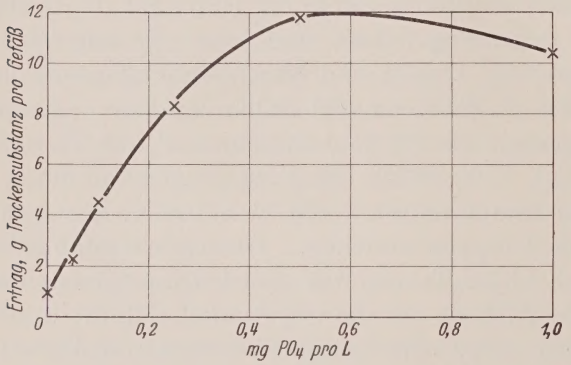

Abb. 1. Beziehung zwischen Phosphatkonzentration und Ertrag bei Mais.

Tabelle 1.

mg PO_4 pro L	0,00	0,05	0,10	0,25	0,50	1,00	5,00
Trockensubstanz pro Gefäß in g ..	0,94	2,28	4,41	8,35	11,75	10,35	10,55

Der nächste Schritt ist nun, die Zusammenwirkung der Produktionsfaktoren zu untersuchen. Man tut dies, indem man den Ertrag bestimmt, wenn zwei notwendige Wachstumsfaktoren gleichzeitig in gestaffelter Menge zugeführt werden. Man hat gehofft,

1) PARKER, F. W., Soil Science, 24, 129, 1927.

daß es durch derartige Untersuchungen möglich sein sollte, ein mathematisches Gesetz zu finden, das die Größe des Ertrages als eine Funktion des gesamten Komplexes von Wachstumsfaktoren darstellt. Wie weit dies möglich ist, soll nicht erörtert werden. Ich möchte nur hervorheben, daß ein solches Produktionsgesetz vielleicht den Praktiker befriedigen könnte, den Wissenschaftler dagegen nicht, und zwar aus folgenden Ursachen:

Erstens weiß man, daß der Ertrag z. B. durch die Faktoren Licht, Wasser und Temperatur beeinflußt wird. Es genügt nicht, diese Verhältnisse zu konstatieren und quantitativ zu verfolgen, sondern man muß auch wissen, warum und in welcher Weise die genannten Faktoren den Ertrag beeinflussen.

Ferner ist die Größe des Ertrages in hohem Grad durch die morphologisch-physiologischen Eigenschaften der Pflanzen bedingt. Man vergleiche z. B. die Trockensubstanzmenge, die von einer Keimpflanze von Buche und Kürbis in einem Jahre produziert werden kann. Auch hier genügt es nicht, diese Tatsachen zu konstatieren, sondern man soll wenn möglich die Ursachen derselben beleuchten können.

Um nun ein tieferes Verständnis dieser Probleme zu erreichen, habe ich in verschiedenen Publikationen[1]) von 1910 ab versucht,

---

[1]) 1. Studier over Skovtræernes Forhold til Lyset. Tidskr. f. Skovvæsen 22, 1, Kopenhagen 1910.

2. Studies on the production of matter in light and shadow plants. Bot. Tidskr. 36, 219, Kopenhagen 1918.

3. Studier over Stofproduktion i Skov. Dansk Skovforenings Tidskr. 306, 1921.

4. Om Skogsträdens kolsyreassimilation och dess betydelse för produktionen. Skogsvårdsföreningens Tidskr. 1923, p. 269.

5. (Zusammen mit D. Müller.) Undersøgelser over Stofproduktionen i yngre Bevoksninger af Ask og Bøg (mit deutschem Resumé). Det forstlige Forsøgsvæsen, 9, 221, Kopenhagen 1927.

6. Neue Apparate zur Messung der Kohlensäureassimilation, der Respiration, der Öffnungsweite der Spaltöffnungen und der Beleuchtungsstärke. Planta, 6, 456, 1928.

7. Studier over Skovtræernes Forhold til Lyset. Dansk Skovforenings Tidskr. 1929, pag. 5.

8. (Zusammen mit D. Müller.) Über die Kohlensäureassimilation bei Marchantia und Peltigera. Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 503, 1929.

9. (Zusammen mit D. Müller.) Die maximale Ausbeute und der tägliche Verlauf der Kohlensäureassimilation. Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 493, 1929.

10. Undersøgelser over Stofproduktionen i yngre Bevoksninger af Ask og Bøg. II (mit deutschem Resumé). Det forstlige Forsøgsvæsen 10, 365, Kopenhagen 1930.

einen anderen Weg einzuschlagen. Fragen wir, um ein konkretes Beispiel zu nehmen, warum von einem Waldbaum so und soviel Holz pro Jahr produziert wird, dann muß die Antwort lauten: In erster Instanz weil durch die CO_2-Assimilation so und soviel organische Substanz produziert wird. Der erste Schritt wird also sein zu untersuchen, wieviel organische Substanz durch die CO_2-Assimilation im Laufe einer Vegetationsperiode gebildet wird. Aber damit ist die Aufgabe noch nicht erledigt. Bleiben wir bei dem gewählten Beispiel, so zeigt eine Überlegung uns bald, daß die durch die CO_2-Assimilation produzierte Trockensubstanz nur teilweise in Holz verwandelt wird, da in verschiedener Weise ein Verlust an organischer Substanz stattfindet. Der nächste Schritt wird also sein, die Verteilung der produzierten Trockensubstanz zu untersuchen, um dadurch zu einer Bestimmung der Holzproduktion zu gelangen.

Bei einer Analyse der Stoffproduktion wird man daher folgende Begriffe unterscheiden müssen: 1. Die Bruttoproduktion, d. h. die gesamte Menge an Trockensubstanz, die von einer Pflanze oder von einer Pflanzenassoziation in einer gewissen Zeit produziert wird, 2. die Betriebskosten, d. h. der Verlust an Trockensubstanz durch Atmung, Blattverlust usw., und 3. die Nettoproduktion oder der Ertrag, der als Differenz zwischen Bruttoproduktion und Betriebskosten aufzufassen ist.

Die Bruttoproduktion ist somit eine komplexe Größe, deren einzelne Komponenten von den äußeren Faktoren des Standortes in verschiedener Weise beeinflußt werden können. Es ist meine Absicht, darzustellen, wie man eine Analyse der Größe und der Verteilung der Bruttoproduktion in ihren Beziehungen zu den morphologisch-physiologischen Eigenschaften der betreffenden Pflanze und den äußeren Faktoren des Standortes durchführen kann.

Um mein Verfahren zu veranschaulichen, fassen wir am besten eine bestimmte Pflanze, etwa eine junge Esche (diese muß so klein sein, daß alle Blätter ungefähr dieselbe Lichtmenge genießen), ins Auge und stellen uns die Aufgabe, die Stoffproduktion dieser Pflanze während einer Vegetationsperiode bei verschiedenen Standortsbedingungen zu analysieren. Wir beginnen mit dem Fall, daß die Esche Wasser und Mineralstoffe in optimalen Mengen zur Verfügung hat. Die Größe der Bruttoproduktion ist durch die Intensität der CO_2-Assimilation bestimmt. Diese aber wird außer von inneren Faktoren in den Blättern, namentlich durch die drei klimatischen Faktoren, Licht, Temperatur und Kohlensäurespannung,

beeinflußt, und unsere erste Aufgabe muß daher sein, die Abhängigkeit der CO_2-Assimilation der Eschenblätter von diesen Bedingungen zu untersuchen, so daß man die Assimilationsintensität pro Oberflächeneinheit des Blattes für jede Kombination dieser Faktoren kennt. Wenn ferner die gesamte Blattoberfläche der Pflanze und die Intensität der genannten Faktoren zu den verschiedenen Zeitpunkten der Vegetationsperiode bekannt ist, läßt sich die Bruttoproduktion als Trockensubstanz berechnen.

Nach der Bestimmung der Größe der Bruttoproduktion besprechen wir die Verteilung derselben. Wie schon gesagt, müssen ganz wie in einem Geschäft von der Bruttoproduktion verschiedene Betriebskosten abgezogen werden, um zur Nettoproduktion zu gelangen. Solche Betriebskosten sind folgende: die Trockensubstanz, die durch Atmung in den lebenden Zellen der Achsenorgane (Stämme, Äste und Wurzeln) verloren geht; ferner der jährliche Verlust an Trockensubstanz durch Laubfall und durch Abwurf von Ästen und Absterben von Wurzeln. Durch Subtraktion der gesamten Summe dieser Betriebskosten erhält man die Nettoproduktion. Schematisch läßt sich das Betriebsschema für unsere Eschenpflanze in folgender Weise darstellen.

Ausgabe (Betriebskosten) (Trockensubstanzverlust)	Einnahme (Bruttoproduktion) (Trockensubstanzbildung)
Verlust an Trockensubstanz	Trockensubstanzgewinn
durch Laubfall	durch CO_2-Assimilation .....
„ Astverlust	
„ (Wurzelverlust)	Gesamteinnahme
„ Atmung { im Stamm / (in der Wurzel) } ..	
Gesamtverlust	

Bilanz.

÷ Gesamteinnahme .....
÷ Gesamtverlust .....

Nettoproduktion { Zuwachs { im Stamm / (in der Wurzel) } / Bildung von Samen }

Dasselbe kann in folgender Gleichung ausgedrückt werden: Zuwachs + Samen = Assimilierte Trockensubstanz ÷ (Blattverlust + Astverlust + Substanzverlust durch Respiration), alles in Trockensubstanz ausgedrückt.

In ähnlicher Weise wie bei einer einzelnen freiwachsenden Pflanze kann auch die Größe und Verteilung der Bruttoproduktion in Pflanzenassoziationen gemessen werden.

Der nächste Schritt wird sein, die Stoffproduktion zu untersuchen, wenn Wasser in ungenügender Menge vorhanden ist, und ganz besonders soll versucht werden, zu beleuchten, in welcher Weise die Wasserversorgung die Stoffproduktion beeinflußt.

Die dritte Gruppe der Produktionsfaktoren sind die edaphischen. Um die Einwirkung dieser auf die Stoffproduktion zu beleuchten, führt man eine Analyse der Stoffproduktion nach den oben angegebenen Prinzipien aus, indem man einen dieser Faktoren nach dem anderen in gestaffelter Menge zuführt oder verändert, während die übrigen in optimaler Menge vorhanden sind.

Und in ähnlicher Weise läßt sich auch die Einwirkung der pathogenen Faktoren auf die Stoffproduktion untersuchen.

C. Die Analyse der Stoffproduktion in dem Falle, daß Wasser und edaphische Faktoren optimal sind.

I. Die Stoffproduktion der Einzelpflanze.

Wir beginnen mit dem einfachsten Fall, der Analyse der Stoffproduktion einer Einzelpflanze, deren Blätter alle derselben oder ungefähr derselben Lichtintensität ausgesetzt sind. In diesem Falle sind nämlich die Berechnungen relativ einfach. Später behandeln wir dann die Stoffproduktion in Pflanzenassoziationen.

Doch werden wir gleich wieder zwei Fälle unterscheiden müssen: Entweder arbeitet die Pflanze die Vegetationsperiode hindurch mit einer konstanten Blattfläche. Dies ist z. B. bei vielen, aber nicht allen Waldbäumen der Fall. Im Frühling werden die in der Knospe angelegten Blätter entfaltet, und es werden dann während des Sommers nicht mehr Blätter gebildet. Bei vielen krautartigen Pflanzen verändert sich dagegen die Blattoberfläche von Tag zu Tag, indem die Assimilate ausschließlich oder teilweise zur Bildung neuer Blätter verwendet werden. Der erste Fall ist der einfachste, weshalb wir mit diesem beginnen wollen.

1. Stoffproduktion der Einzelpflanze mit konstantem Blattareal.

a) Die Bruttoproduktion.

α) Methodik. Bestimmung der CO_2-Assimilation, Respiration, Spaltöffnungsweite und Beleuchtungsstärke[1]).

Messung der Kohlensäureassimilation. Prinzip der Methode. Es wird ein Strom von atmosphärischer Luft oder von einer Gasmischung mit einem passenden CO_2-Gehalt durch den ganzen Apparat gesaugt. Der Luftstrom passiert erst den Rezipienten mit dem Blatt, das einen Teil der in der Luft vorhandenen

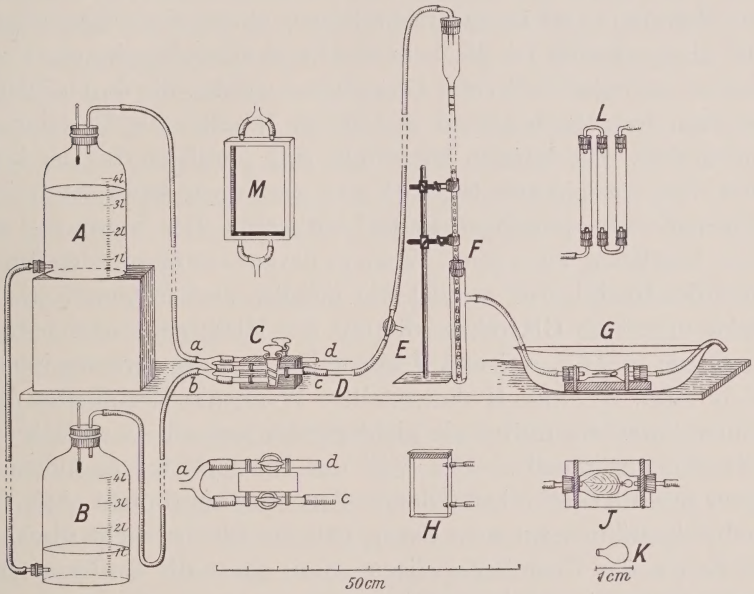

Abb. 2. Apparat zur Bestimmung der Assimilationsintensität.

CO_2 aufnimmt. Die nicht assimilierte CO_2 wird in einem Absorptionsapparat mit Hilfe von Barytwasser absorbiert und nachher bestimmt. Wenn man dann ferner den Kohlensäuregehalt der durchgesogenen Luft separat bestimmt, kann die von dem Blatte aufgenommene CO_2-Menge als Differenz zwischen den beiden Bestimmungen gefunden werden.

Apparatur (vgl. Abb. 2). Die Saugung wird mit den Saugflaschen *A* und *B* bewerkstelligt. Diese fassen bei den meisten Ver-

[1]) Vgl. P. Boysen-Jensen, Planta 6, 456, 1928 und P. Boysen-Jensen und D. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 494, 1929. Die Erfahrungen der letzten 2 Jahre sind in der hier gegebenen Darstellung eingearbeitet.

suchen 5 l (mit Teilstrichen für je 100 cm^3), jedoch habe ich bei langfristigen Versuchen auch solche von 12 l (mit Teilstrichen für je 0,5 l) benutzt. Die Fallhöhe des Wassers ist ca. 130 cm. Wenn der Versuch beendet ist, werden die beiden Flaschen vertauscht. Die Hähne des Stromwechselapparates *C* werden um 180° gedreht, und bei dem folgenden Versuch geht dann die Luft in derselben Richtung durch den Apparat wie früher.

Der Luftstrom passiert zuerst den Pflanzenrezipienten *G*. Der für die meisten Versuche am besten geeignete Rezipient ist in Abb. 2 *M* abgebildet. Er besteht aus einer viereckigen Schachtel, deren Wände (1 cm^2 im Querschnitt) aus einem Messingrahmen gebildet sind. Unten ist die Schachtel mit einer Messingplatte verschlossen und oben mit einer Glasplatte bedeckt, die durch Klemmschrauben festgehalten wird und deren Ränder mit Vaseline eingefettet sind. Die inneren Metallteile sind paraffiniert. Der innere Raum des Rezipienten ist $1 \times 8 \times 15$ cm, doch kann Breite und Länge nach dem jeweiligen Bedarf variieren. Der Raum soll doch immer möglichst klein sein. Wenn es darauf ankommt, den inneren Raum des Rezipienten so viel wie möglich zu verkleinern, so verwendet man eine Glasröhre, die auf der Mitte zusammengedrückt ist, wie sie in Abb. 2 *G* und *J* abgebildet ist. Andere Rezipienten sind in Abb. 2 *L* und *H* dargestellt. Wenn die Rezipienten nicht gebraucht werden, dürfen sie nicht geschlossen sein, weil sich sonst leicht CO_2 ansammelt. Der Stiel der Blätter wird in kleine mit Wasser gefüllte Glaskolben (Diameter $<$ 1 cm) angebracht (Abb. 2 *K*). Durch Glasstäbe sorgt man dafür, daß die Blätter nicht direkt auf dem Boden des Rezipienten liegen, weil sonst die Lufterneuerung auf der Unterseite beeinträchtigt werden konnte. Die Rezipienten werden in einem Wasserbad von der gewünschten Temperatur angebracht. Weil die CO_2-Assimilation unter den gewöhnlichen Versuchsbedingungen relativ temperaturunempfindlich ist, ist eine sehr genaue Temperaturregulierung nicht notwendig. Es genügt die Temperatur um 1° konstant zu halten, was durch Zugießen von kaltem oder warmem Wasser geschehen kann. Die Glasrezipienten müssen durch Gummibänder mit einem viereckigen Stein verbunden werden, um sie am Boden des Wasserbades zu halten, was bei dem Rezipienten *M* überflüssig ist.

Nach dem Rezipienten passiert der Luftstrom die Absorptionsröhre *F*. Das Reagenzglas unten wird vor dem Versuch mit 30 cm^3 Barytlösung beschickt. Wenn das Saugen beginnt, wird die

Flüssigkeit in die hohe senkrechte Röhre, die oben mit einer Erweiterung versehen ist, hineingepreßt, und die Luft passiert die Absorptionsflüssigkeit in langsam aufsteigenden großen Blasen, wodurch die in jedem Augenblick vorhandene absorbierende Oberfläche sehr groß wird. Die Länge der Absorptionsröhre ist 1,5 m. Die lichte Weite richtet sich nach der Luftstromgeschwindigkeit; wenn diese 10—20 l pro Stunde beträgt, soll sie etwa 9,2—9,4 mm sein.

Die Luftstromgeschwindigkeit wird durch die sehr feine Glaskapillare *D* geregelt. Meistens wird bei jedem Versuch 2 l atmosphärischer Luft durchgesogen. Die Versuchszeit beträgt 10—12 Minuten, kann aber auf 6—7 Minuten herabgedrückt werden. Bei einer Luftstromgeschwindigkeit von 2 l in 10 Minuten wird etwa 99% von der Luftkohlensäure absorbiert, die Länge der Absorptionsröhre läßt sich um die Hälfte verkleinern, ohne daß eine nennenswerte Abnahme der Absorption stattfindet; es wurde in diesem Falle eine Absorption von 98,5% der dargereichten Kohlensäure gefunden. Dieses Defizit ist bei vergleichenden Versuchen ganz ohne Belang.

Die Assimilationsversuche werden im freien Tageslichte ausgeführt. Die Saugflaschen *A* und *B* dürfen den direkten Sonnenstrahlen nicht ausgesetzt sein, was sich durch Anbringung geeigneter Schirme verhindern läßt.

Bei den meisten Assimilationsuntersuchungen muß man die Lichtintensität staffeln können. Versuche in direktem Sonnenlicht sind mit großen Schwierigkeiten verbunden. Die Versuche werden daher entweder im Schatten ausgeführt oder unter einem dünnen Tuch, das 2 m über der Erde ausgespannt ist. Auch mattierte Glasscheiben, die einige Zentimeter über das Wasserbad angebracht werden, können zur Abblendung der direkten Sonnenstrahlen dienen. Eine weitere Staffelung der Lichtintensität kann durch dunkel gefärbte Platten erreicht werden. Diese können durch Entwicklung von sehr schwach belichteten photographischen Platten (Größe 18×24 cm) hergestellt werden. Jede Platte wird halbiert, so daß man Sätze von je zwei korrespondierenden Platten, die genau dieselbe Farbe haben, erhält. Die Platten werden durch Kanadabalsam mit klaren Glasplatten zusammengeklebt. Die eine der korrespondierenden Platten wird als Lichtfilter über den Rezipienten mit dem Blatte gelegt, die andere dient für die Lichtmessung, die gleichzeitig mit dem Assimilationsversuch angestellt wird. Wenn man mit schwachen Lichtintensitäten arbeitet, muß man sorgfältig

beachten, daß der Behälter kein unfiltriertes Seiten- oder Unterlicht erhält. Doch läßt sich auch mit elektrischem Licht arbeiten. In Kopenhagen wird eine Lampe von 1500 Watt für Assimilationsuntersuchungen benutzt. In diesem Falle staffelt man die Lichtstärke durch die verschiedene Entfernung der Lampe von dem Blatt. Bei hohen Lichtintensitäten muß zwischen Lampe und Wasserbad ein Wasserfilter eingeschoben werden, um die Wärmestrahlen zu absorbieren.

Für die Abmessung der Flüssigkeiten benutzt man Knudsenpipetten von 20, 25 und 30 cm^3 Größe. Die Stiele der Pipetten müssen 28—30 cm lang sein. Die Titrierung geschieht mit einer Schellbachbürette mit Glashahn, der durch einen dünnen Gummischlauch mit einer fein ausgezogenen Abflußröhre verbunden ist. Zwischen den einzelnen Versuchen dürfen Pipetten und Absorptionsröhren nicht gereinigt werden.

Reagentien. Als Absorptionsflüssigkeit benutzt man eine ziemlich genau gestellte ca. $\frac{n}{22}$ Barytlösung (10 l Wasser + 80 g $Ba(OH)_2$ + 10 g $BaCl_2$). Die Titrierung wird teils mit $\frac{n}{22}$ HCl, teils mit $\frac{n}{110}$ HCl ausgeführt. Diese letztere wird täglich hergestellt durch Mischung von ca. 100 cm^3 $\frac{n}{22}$ HCl + 400 cm^3 Wasser. Weil der p_H-Wert des destillierten Wassers nicht bei dem Umschlagspunkt des Phenolphthaleins liegt, muß man bei der Herstellung der $\frac{n}{110}$ HCl in folgender Weise vorgehen. Zu 100 cm^3 des destillierten Wassers gibt man 2 cm^3 $\frac{n}{22}$ Baryt und titriert zurück mit $\frac{n}{22}$ HCl und Phenolphthalein als Indikator. Wird bei der Zurücktitrierung 1,1 cm^3 HCl gebraucht, so weiß man, daß der Säurewert von 100 cm^3 Wasser 0,9 cm^3 $\frac{n}{22}$ HCl entspricht. Will man dann z. B. 500 cm^3 $\frac{n}{110}$ HCl darstellen, so nimmt man statt 100 cm^3 $\frac{n}{22}$ HCl nur 96,4 cm^3 (indem man erst 100 cm^3 einfüllt und mit einer eingeteilten Pipette wieder 3,6 cm^3 herausholt) und verdünnt zu 500 cm^3. In dieser Weise erreicht man, daß man zur Neutralisation einer gewissen Menge Barytlösung fünfmal so viel $\frac{n}{110}$ HCl wie $\frac{n}{22}$ HCl gebraucht. Bei allen Titrierungen wird Phenolphthalein als Indikator gebraucht. Man titriert nicht auf Farblosigkeit, sondern auf einen schwachen Rosaton. Um immer diesen genau treffen zu können, benutzt man als Vergleichsflüssigkeit eine Pufferlösung (z. B. eine Boratmischung nach SÖRENSEN), die nach Zusatz von Phenolphthalein durch HCl oder NaOH schwach rosa gefärbt wird. Diese Färbung hält sich ziemlich konstant.

Bestimmung des Kohlensäuregehaltes der Atmosphäre. Die Saugflaschen werden wie in Abb. 2 angebracht. Die Hähne werden so gedreht, daß die Luft in *A* abgesperrt ist, während die Luft in *B* mit der Atmosphäre kommuniziert. In dem Absorptionsapparat (die in diesem Falle nicht mit dem Rezipienten verbunden ist) werden 30 cm^3 Barytlösung angebracht. Der Stand des Wassers in der Flasche *A* wird abgelesen. Man saugt dann etwa 2300 cm^3 Luft durch den Apparat. Um die Menge der durchgesogenen Luft bei Atmosphärendruck (sie beträgt etwa 2000 cm^3) genau zu bestimmen, stellt man vor und nach dem Versuche durch Hebung der Flasche *B* die Luftmenge in *A* auf Atmosphärendruck ein. Wenn der Hahn *E* gedreht wird, strömt das Barytwasser in das Reagenzglas herab und man nimmt dann mit der Pipette 25 cm^3 des Barytwassers zum Titrieren heraus. Gleichzeitig wird ein neues Reagenzglas mit 30 cm^3 Barytwasser auf die Absorptionsröhre gesetzt. Der größte Teil des 25 cm^3 Barytwassers wird durch Zusatz von 20 cm^3 $\frac{n}{22}$ HCl unter Umrühren neutralisiert, und die Titrierung wird mit $\frac{n}{110}$ HCl vollendet. Der Titer des Barytwassers wird durch die verbrauchten Kubikzentimeter $\frac{n}{110}$ HCl angegeben.

Der ursprüngliche Titer der Barytlösung wird in folgender Weise bestimmt: Die Absorptionsröhre wird ganz wie oben mit 30 cm^3 Barytwasser beschickt. Nach kurzer Zeit werden wieder 25 cm^3 herausgenommen und in der oben beschriebenen Weise titriert.

Waren die beiden Titer a und b, so enthielt 1 l Luft

$$\frac{(a \div b) \times 0{,}2 \times 1{,}2}{\text{Luftmenge in l}} \text{ mg } CO_2$$

(1 cm^3 $\frac{n}{110}$ HCl entspricht 0,2 mg CO_2. Weil von 30 cm^3 Absorptionsflüssigkeit nur 25 cm^3 titriert wird, muß mit 1,2 multipliziert werden. Sind z. B. 2 l Luft durchgesogen und eine Titrierungsdifferenz von 4,5 cm^3 gefunden, so enthält 1 l 0,54 mg CO_2). Wenn man die Versuche morgens beginnt, muß die erste Bestimmung kassiert werden. Erst die zweite oder dritte ist brauchbar.

Bestimmung der Assimilationsintensität. Wir stellen uns die Aufgabe, die Assimilationsintensität für Blätter einer beliebigen Pflanze bei einer Reihe verschiedener Lichtintensitäten zu bestimmen, um eine Kurve für die Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtintensität bei der Kohlensäurespannung der atmosphärischen Luft und 20° entwerfen zu können.

Nachdem das Wasserbad mit Wasser von 20° gefüllt ist, wählt man einen Lichtfilter, um die erwünschte Lichtintensität zu erhalten. Sollen die Versuche, wie es meistens der Fall ist, mit abgeschnittenen Blättern ausgeführt werden[1]), so sucht man sich ein passendes Blatt aus, wobei man die Standortverhältnisse des betreffenden Blattes genau beachten muß, weil die Assimilationskurve durch den Lichtgenuß des Blattes stark beeinflußt wird. Die Größe des Blattes muß sich nach der Luftstromgeschwindigkeit und der Assimilationsintensität richten. Durch die Assimilation wird die Kohlensäurespannung der Luft vermindert, und diese Verminderung ist um so größer, je langsamer die Luftstromgeschwindigkeit und je größer das Blattareal ist. Es ist für die Genauigkeit der Versuche von großer Bedeutung, daß diese Verminderung nicht zu klein ist. Auf der anderen Seite darf die Kohlensäurespannung nur bis auf zwei Drittel des normalen herabgedrückt werden, weil sonst die später zu besprechenden Korrektionen für die CO_2-Spannung zu groß werden. Kann man ein Blatt von passender Größe nicht finden, so kann man mit der Schere aus einem größeren Blatt ein geeignetes Blattfragment herausschneiden. Dieses muß doch mit dem Blattstiele verbunden sein. Durch dieses Verfahren wird die Assimilationsintensität bei heterobaren Blättern (d. h. solche, bei denen die Interzellularen nicht kommunizieren), kaum geändert. Bei homobaren Blättern werden dagegen die Diffusionsverhältnisse der Kohlensäure längs den Rändern stark geändert, und die Stomata solcher Blattfragmente lassen sich durch die später zu besprechende Infiltrationsmethode nicht bestimmen, weil das Wasser durch die Ränder in das Innere des Blattes hineindringt. Der Blattstiel wird in den oben beschriebenen (mit Wasser gefüllten) Glaskolben gesteckt, und das Blatt wird in den Rezipienten gebracht. Gleichzeitig wird die Öffnung der Stomata an einem Blatte untersucht, das dem Versuchsblatt so ähnlich ist wie möglich.

Auch an nicht detachierten Blättern lassen sich Assimilationsuntersuchungen ausführen. In diesem Falle benutzt man einen Rezipienten, an dem die eine Seitenwand entfernt ist. Durch diese Öffnung wird das Blatt in den Rezipienten hineingeführt, und die Öffnung wird durch zwei bewegliche Schieber, die mit einem Loch

[1]) Untersuchungen über die Assimilationsintensität bei festsitzenden und abgetrennten Blättern haben gezeigt, daß es nicht möglich war, eine Änderung der Assimilation durch das Abschneiden nachzuweisen (Boysen-Jensen und Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 493, 1929).

für den Blattstiel versehen sind, verschlossen. Es ist bei Versuchen dieser Art sehr wichtig, daß die Luft, die durchgesogen wird, dieselbe Zusammensetzung hat wie die atmosphärische. Sie darf nicht durch Bodenkohlensäure verunreinigt sein oder andere Blätter passiert haben, wodurch der CO_2-Gehalt herabgedrückt werden kann. Man muß daher das Versuchsblatt durch Papier von den übrigen Teilen der Pflanze und der Erde absperren.

Nachdem das Blatt im Rezipienten angebracht ist, wird die Absorptionsröhre mit Barytwasser beschickt, und man saugt eine Luftmenge, die 2000 cm^3 Luft bei Atmosphärendruck entspricht (etwa 2300 cm^3), durch. Die Versuchsdauer wird mit einer Sekundenuhr gemessen und notiert. Während des Versuches muß man eine oder mehrere Lichtbestimmungen ausführen und die Temperatur so konstant wie möglich halten. Wenn der Versuch beendet ist, wird in der oben beschriebenen Weise titriert. Nachher bestimmt man die Öffnungsweite der Stomata und das Areal des Blattes. An einem entsprechenden Blatt bestimmt man das Areal pro Gramm Frischgewicht.

Berechnung der Versuche. Wir unterscheiden die apparente Assimilation, d. h. die tatsächlich gefundene Kohlensäureaufnahme oder -abgabe und die reelle Assimilation, d. h. die apparente Assimilation + Respiration. Die Berechnung der apparenten Assimilation pro 50 cm^2 (einseitig gemessen) und Stunde wird in folgender Weise ausgeführt.

Es sei der Titer des Barytwassers a, derjenige nach Durchsaugung von 2 l atmosphärischer Luft b, und der bei dem Assimilationsversuch gefundene Titer c. Dann gilt für die apparente Assimilation pro 50 cm^2 (einseitig gemessen) und Stunde:

$$((a \div b) \cdot 1{,}2 \cdot 0{,}2 \div (a \div c) \cdot 1{,}2 \cdot 0{,}2) \cdot \frac{50}{ar} \cdot \frac{60}{t} =$$

$$\frac{(c \div b) \cdot 1{,}2 \cdot 0{,}2 \cdot 50 \cdot 60}{ar \cdot t} = \frac{(c \div b) \cdot 720}{ar \cdot t},$$

wenn ar das Blattareal und t die Versuchszeit in Minuten bedeutet.

Dieser Wert muß für die Verminderung des Kohlensäuregehaltes in dem Behälter korrigiert werden. Nach Brown und Escombe geht man dabei von der Annahme aus, daß die Assimilation dem Kohlensäuregehalte proportional ist, und daß der Kohlensäuregehalt im Rezipienten den Mittelwert zwischen dem CO_2-Gehalt der ein- und austretenden Luft ausmacht. Man kann nun die gefundene Assimilation entweder für einen ein für allemal bestimmten

CO_2-Gehalt korrigieren (z. B. 0,54 mg CO_2 pro Liter) oder für die gleichzeitig mit dem Assimilationsversuche gefundene CO_2-Spannung der atmosphärischen Luft. Im letzten Falle berechnet sich die Korrektion nach der Gleichung

$$\frac{(a \div b) \cdot 1{,}2 \cdot 0{,}2}{\left(\frac{(a \div b) \cdot 1{,}2 \cdot 0{,}2 + (a \div c) \cdot 1{,}2 \cdot 0{,}2}{2}\right)} = \frac{a \div b}{\left(\frac{2\,a \div b \div c}{2}\right)} = \frac{a \div b}{a \div b \div \frac{c \div b}{2}}$$

Man erhält dann als Ausdruck für die apparente Assimilation:

$$\frac{(c \div b) \cdot 720}{ar \cdot t} \cdot \frac{a \div b}{a \div b \div \frac{c \div b}{2}}$$

Will man auf einen CO_2-Gehalt von 0,54 mg CO_2 pro Liter korrigieren, so ist im Zähler statt a ÷ b 4,5 einzusetzen.

Beispiel:

Lichtblatt einer Esche.

Respiration, r = 0,6 mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde, 20°

Titer der Barytlösung ..... 24,9 (a)
nach Durchsaugung von 2 l Luft ..... 20,4 (b) } pro Liter 0,54 mg CO_2

Blattareal 22,5 cm², Blattgewicht 0,14, 1 g Blatt = 53 cm²

Spaltöffnungen ..... { vor dem Versuche 3,3 / nach dem Versuche 5,0 } (vgl. S. 18)

Temperatur 20°; Licht { Färbungszeit 37 Sekunden / Beleuchtungsstärke 18 000 Lux

Versuchszeit 11 Minuten. Titer nach dem Versuch 21,8 (c)

Berechnung der apparenten Assimilation

$\frac{1{,}4 \cdot 720}{22{,}5 \cdot 11} \cdot \frac{4{,}5}{3{,}8} = 4{,}82$ mg CO pro 50 cm² und Stunde bei dem gleichzeitig gefundenen CO_2-Gehalt der Atmosphäre[1]).

Durch Änderungen der Temperatur des Wasserbades lassen sich auch Assimilationskurven für andere Temperaturen konstruieren. Der Einfluß der Temperatur auf die Assimilationsintensität ist bei der Kohlensäurespannung der Atmosphäre im allgemeinen relativ klein, so daß wie oben bemerkt, eine sehr genaue Temperaturregulierung des Wasserbades überflüssig ist; doch muß man sich vor einer Erwärmung des Blattes durch Sonnenstrahlen hüten.

Will man den Einfluß der Kohlensäurekonzentration auf die Assimilationskurven untersuchen, dann muß man Luft mit dem erwünschten CO_2-Gehalt herstellen. Als Behälter für die Luft verwendet man entweder Spirometer, die innen mit Paraffin überzogen

[1]) Wegen einer genaueren Korrektion vgl. Planta 6, 464, 1928.

sind, oder Gummisäcke mit Metalleinlagen[1]) (Größe 100 l). Bei der Darstellung des Luftgemisches geht man in folgender Weise vor. Die Luft, die mit Hilfe eines Wasserstrahlgebläses in den Sack hineingepreßt wird, passiert zuerst ein Gasometer, wo sie gemessen wird. Nachher geht sie durch zwei U-Röhren, die mit Kaliumhydroxyd getränkten Bimstein enthalten, wodurch sie kohlensäurefrei gemacht wird. Hinter diesen U-Röhren befindet sich ein Entwicklungsgefäß, wo die für die Erreichung der betreffenden Konzentration notwendige CO_2 durch Mischung von einer abgemessenen Menge einer Natriumbikarbonatlösung und Schwefelsäure im Überschuß hergestellt wird. Die Luft wird durch $CaCl_2$ getrocknet und geht dann in den Sack hinein. Bevor sie benutzt wird, muß sie mit Wasserdampf gesättigt sein; dies geschieht, indem man zwischen dem Gummisack und den Rezipienten ein 30 cm langes Glasrohr, das feuchtes Filtrierpapier enthält, einschaltet. Die Luft, die in einem solchen Gummisack aufbewahrt wird, ist nicht geruchfrei, doch hat sich eine schädliche Wirkung auf die Assimilationsintensität der bisher untersuchten Blätter nicht feststellen lassen. Natürlich läßt sich diese Vorrichtung auch für Assimilationsuntersuchungen bei der CO_2-Spannung der atmosphärischen Luft verwenden. Man wird in diesem Falle mit Vorteil eine Luftmenge, die 0,60—0,65 mg CO_2 pro Liter enthält, herstellen. Die CO_2-Spannung im Rezipienten wird dann ungefähr dieselbe sein wie in der Atmosphäre, und die oben erwähnte Korrektion für die Herabminderung der CO_2-Spannung durch die Assimilation wird dann möglichst klein sein.

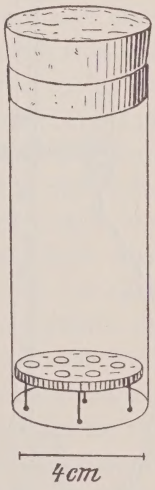

Abb. 3. Apparat zur Bestimmung der Respiration der Blätter.

Bestimmung der Respirationsintensität der Blätter. Diese kann natürlich nach der oben beschriebenen Methode gemessen werden. Jedoch ist es meistens einfacher, das folgende Verfahren zu benutzen. Die Blätter werden in ein geschlossenes Glas, auf dessen Boden sich Barytwasser findet, gebracht. Die von den Blättern abgegebene CO_2 wird von dem Barytwasser absorbiert und kann nachher durch Titrierung mit Salzsäure bestimmt werden.

Apparatur (Abb. 3): Als Behälter verwendet man Präparatengläser (10×4 cm), die mit einem paraffinierten Korkstopfen ver-

[1]) Müller, E., A., Arbeitsphysiologie 2, 18, 1929. Solche Säcke werden von der Firma M. J. Goldberg & Söhne, Berlin W 9, Potsdamer Str. 7, hergestellt.

schlossen sind. Die Blätter werden auf einer durchlöcherten Korkscheibe, die von vier Nadeln getragen wird, angebracht. Als Absorptionsflüssigkeit verwendet man 2 cm³ $\frac{n}{22}$ Barytlösung. Nachdem der Versuch beendet ist, werden die Blätter und die Korkscheibe herausgenommen und es wird direkt im Behälter mit $\frac{n}{110}$ HCl titriert. Die Behälter sind mit Bleiringen beschwert, so daß man sie in ein Wasserbad hineinstellen kann, um die Temperatur konstant zu halten.

Die Ausführung der Versuche ist sehr einfach. Es wurde z. B. die Atmung der Lichtblätter der Esche pro 50 cm² und Stunde bestimmt. Die Versuchszeit war 2 Stunden, das Blattareal 45 cm². Nach dem Versuche wurden zur Titrierung der 2 cm³ Barytlösung 4,1 cm³ $\frac{n}{110}$ HCl gebraucht. In einem blinden Versuch (ohne Blätter im Rezipienten) wurden 9,6 cm³ $\frac{n}{110}$ HCl für die Titrierung gebraucht. Die von den Eschenblättern abgegebene CO_2 berechnet sich nach der Gleichung

$$\frac{(9{,}6 - 4{,}1) \cdot 0{,}2 \cdot 50 \cdot 60}{45 \cdot 120} = 0{,}60 \text{ mg } CO_2 \text{ pro}$$

50 cm² und Stunde.

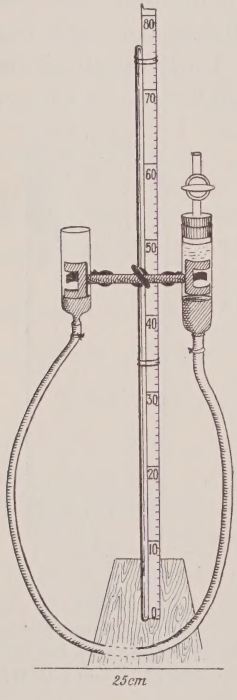

Abb. 4. Apparat zur Bestimmung der stomatären Öffnungsweite.

Die Kohlensäureabsorption im Barytwasser geschieht ziemlich schnell. Weil bei dem Abschluß des Versuches eine geringe Menge nicht absorbierter Kohlensäure im Behälter zurückbleibt, ist es am besten, wenig Versuchsmaterial und lange Versuchszeiten (mindestens 2 Stunden) zu verwenden. Es kann dann dieser Fehler vernachlässigt werden.

Bestimmung der Öffnungsweite der Spaltöffnungen. Prinzip der Methode. Nachdem alle Luft aus den Interzellularen des Blattes durch Evakuierung entfernt ist, bestimmt man die Größe des Druckes, der notwendig ist, um das Blatt mit Wasser zu infiltrieren.

Apparatur (Abb. 4). Der Apparat besteht aus zwei nach unten verjüngten Gläsern (Diameter 2,8 cm), die durch einen Gummischlauch verbunden und teilweise mit Quecksilber gefüllt sind. Das rechte Glas enthält über dem Quecksilber luftfreies Wasser und kann mit einem mit Glashahn versehenen Gummistopfen verschlossen werden.

Ausführung der Messungen. Das zu untersuchende Blatt wird in das Wasser im rechten Glas hineingesteckt. Kleinere Blätter müssen beschwert werden, weil sie sonst an der Oberfläche des Wassers schwimmen. Man nimmt eine Metallscheibe, die ein Loch in der Mitte hat; in das Loch wird ein kurzes Stück eines Gummischlauches hineingeführt, und der Blattstiel wird zwischen dem Rande des Loches und dem Gummischlauch festgeklemmt. Wenn das ganze in den Behälter gebracht wird, schwimmt die Metallscheibe auf dem Quecksilber, und das Blatt steht senkrecht. Bei größeren Blättern, z. B. von Fagus oder Fraxinus, ist eine derartige Vorrichtung überflüssig. Man hat nur dafür zu sorgen, daß sich die Unterseite des Blattes nach außen kehrt. Nachher wird der Stopfen mit geöffnetem Hahn aufgesetzt, und die Luft, die möglicherweise im Glase vorhanden ist, wird durch den Glashahn ausgetrieben. Nachdem dieser geschlossen ist, hebt man das Glas mit dem Blatte in die Höhe, wodurch die Luft aus den Interzellularen herausgesaugt wird. Man kann in dieser Weise bei Normaldruck einen Unterdruck von etwa 720 mm Hg herstellen. Schließlich folgt das Quecksilber bei weiterer Hebung des rechten Glases nicht mehr mit. Man schüttelt kräftig, so daß die von dem Blatte abgegebene Luft sich oben im Glase sammelt. Der Maßstab wird so gestellt, daß die Quecksilberoberfläche bei 0 steht. Man senkt nun wieder das rechte Glas und bemerkt, daß, wenn die Spaltöffnungen offen sind, von einer gewissen Höhe ab das Blatt nach und nach infiltriert wird, was sich durch dunkle Flecken auf der Unterseite kundgibt. Schließlich ist die ganze Unterseite dunkel. Weil die Öffnungsweite der Stomata desselben Blattes sehr verschieden ist, findet die Infiltration nicht gleichzeitig im ganzen Blatte bei einem bestimmten Überdruck statt. Wenn ungefähr die Hälfte der Blattfläche mit Wasser infiltriert ist, wird der Stand des Quecksilbers am Maßstab wieder abgelesen. Dieser Wert sei a. Die Größe a ist somit der Druck in cm Quecksilber, der notwendig ist, um Wasser durch die Spaltöffnungen in die luftleeren Interzellularen hineinzupressen. Man darf annehmen, daß der reziproke Wert (mit 100 multipliziert), $\frac{100}{a}$, eine Funktion der Öffnungsweite der Stomata ist. Es wäre erwünscht, einen Vergleich auszuführen zwischen dieser Methode und der mikroskopischen Methode, wie sie von Stålfelt[1]) beschrieben ist. Jedoch stößt ein solcher Vergleich auf große Schwierig-

[1]) Stålfelt, M. G., Flora, N. F. 21, 236, 1927.

keiten, weil die Spaltöffnungsweite ziemlich variabel ist, und man nicht dieselben Spaltöffnungen nach beiden Methoden messen kann.

Bei weit geöffneten Spaltöffnungen genügt ein Druck von etwa 20 cm, um Wasser in die Interzellularen hineinzupressen; $\frac{100}{a}$ ist somit 5. In der oben beschriebenen Form kann der Apparat nur für Drucke bis etwa 120 cm verwendet werden, weil man bei größerem Druck nicht verhindern kann, daß der Stopfen aus dem Glase herausgepreßt wird. Will man größere Drucke benutzen, so verwendet man als Behälter ein dickwandiges Glasrohr, das oben und unten mit Gummistopfen verschlossen ist. Durch den unteren Stopfen geht ein mit dem Gummischlauch verbundenes Glasrohr, der obere trägt wie in der Abbildung einen Glashahn. Die beiden Gummistopfen werden durch eine Spannvorrichtung von Metall so zusammengehalten, daß sie nicht durch einen Überdruck hinausgepreßt werden können. Mit einem solchen Apparat kann man bequem mit Drucken bis 250 cm arbeiten; $\frac{100}{a}$ ist dann 0,4.

In einer Darstellung der Methoden zur Ermittelung der Öffnungsweite der Stomata hat Stålfelt[1]) die oben beschriebene Methode referiert und dabei auf zwei vermeintliche Übelstände der Methode hingewiesen. Der eine sollte der sein, daß das Wasser bei einer langsam verlaufenden Infiltration durch die größten Öffnungen eindringt und sich von dort aus über die Interzellularen ausbreitet, so daß eine falsche Vorstellung über die Öffnungsweite vorgetäuscht werden könnte. Dies wird doch nur selten der Fall sein können. Die meisten Blätter von krautartigen Pflanzen gehören dem von Neger aufgestellten heterobaren Typ an, d. h. das Interzellularsystem zerfällt in zahlreiche, gegen einander abgeschlossene Räume, und jeder dieser Räume infiltriert für sich. Bei den homobaren Blättern soll man allerdings vorsichtig sein, aber man erkennt gewöhnlich diese Fälle ebenso leicht wie bei Anwendung der gewöhnlichen Infiltrationsmethoden. Ein anderer Übelstand liegt nach Stålfelt darin, daß die ausgesaugten Glasblasen an der Blattfläche sitzen bleiben und sich nicht leicht davon trennen lassen. Nach unseren Erfahrungen ist bei kräftigem Schütteln die Abtrennung der Luft von der Blattfläche bei den meisten Blättern nicht mit Schwierigkeiten verbunden. Es bilden sich allerdings fortwährend kleine Bläschen, die doch nur von Wasserdampf herrühren dürften. Nur ein Objekt hat uns bisher in dieser Beziehung Schwierigkeiten ge-

[1]) Stålfelt, M. G., Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 4, 167, 1929.

boten, und das war das von STÅLFELT viel benutzte Untersuchungsobjekt, nämlich Blätter von Vicia Faba. Meiner Meinung nach ist die beschriebene Methode für Untersuchungen über die Öffnungs- und Schließbewegungen der Stomata sehr gut geeignet.

Bestimmung der Lichtintensität. Prinzip der Methode. Weil für die CO_2-Assimilation der rotgelbe Teil des Spektrums von besonderer Bedeutung ist, werden bei meiner Lichtmessungsmethode nur diese Strahlen in Betracht gezogen. Das benutzte Filter ist ein 1 mm dickes Filterglas von Schott & Gen., Jena, F 21707 EK 50, dessen Durchlässigkeitszahlen sind 775 mμ 1,00, 700 mμ 1,00, 644 mμ 1,00, 578 mμ 0,86, 546 mμ 0,00.

Als Einheit für die Lichtmessungen benutze ich das durch das Rotgelbfilter filtrierte Licht der Hefnerkerze. Diese Einheit wird als „Lux" bezeichnet. Mit Hilfe der Photometerbank bestimmt man die Stärke der durch dasselbe Filter filtrierten, rotgelben Strahlen einer elektrischen Lampe in „Lux". Hat man nun ein photographisches Papier, das für den rotgelben Teil des Spektrums sensibilisiert ist, so kann man feststellen, wie schnell das Papier durch die Lampe (deren Beleuchtungsstärke ja bestimmt ist) bis zu einem gegebenen Standardton gefärbt wird. Findet man nun, daß das Papier mit filtriertem Tageslicht in derselben Zeit den Standardton erreicht, dann ist der Schluß erlaubt, daß der rotgelbe Spektralteil des Tageslichtes dieselbe Beleuchtungsstärke hat wie die elektrische Lampe. In dieser Weise kann man somit die rotgelben Strahlen des Tageslichtes in „Lux" messen.

Apparatur. Das für die Lichtmessung benutzte lichtempfindliche Papier ist das Rhodamin B-Papier, das ursprünglich von ANDRESEN (Photographische Korrespondenz 1898) beschrieben wurde.

Das Papier wird in folgender Weise hergestellt. Photographisches Rohpapier (z. B. 12 kg Rives), in Stücken von etwa 12 × 16 cm geschnitten, wird 5 Minuten lang in 6%iger KBr-Lösung gebadet. Nachher werden die einzelnen Stücke vertikal aufgehängt und an der Luft getrocknet. Darauf wird das Papier in einem Dunkelzimmer bei rotem Licht sensibilisiert, indem man es 2 Minuten lang auf einer 12%igen Silbernitratlösung schwimmen läßt (Temperatur etwa 20°), wobei man beachten muß, daß die Silberlösung die obere Fläche des Papiers nicht berührt. Nachher wird es, ohne vorher getrocknet zu werden, in destilliertem (oder vielleicht auch gewöhnlichem) Wasser 24 Stunden lang gründlich ausgewaschen, um

den Überschuß an Silbernitrat zu entfernen. Das Papier ist nun sehr wenig lichtempfindlich und wird durch Belichtung nur schwach geschwärzt. (Die Schwärzung des Papieres vor der Auswaschung ist durch den Überschuß an Silbernitrat bedingt.) Nachdem das Papier ausgewaschen ist, wird es, ohne vorher getrocknet zu werden, in einer Lösung von 200 cm³ Wasser, 6 g $NaNO_2$ und 12 cm³ einer Lösung von Rhodamin B in Alkohol (1:200) 5 Minuten lang (Temperatur 20°) gebadet, wobei die Papierstücken einander nicht decken dürfen. Durch die Behandlung mit $NaNO_2$ gewinnt das Papier seine Sensibilität zurück, und das Rhodamin B macht es besonders empfindlich für gelbe Strahlen. Nachher wird es an der Luft getrocknet und später über $CaCl_2$ in einem gut geschlossenen Behälter aufbewahrt. Das Papier ist rot gefärbt und schwärzt sich schnell bei Belichtung.

Um sich zu vergewissern, daß die verschiedenen Papierstücke dieselbe Lichtempfindlichkeit besitzen, kann man nach einem Vorschlage von Wiesner die Blätter numerieren, und aus jedem Blatt einen Streifen herausschneiden, der die Nummer des betreffenden Blattes erhält. Die Streifen werden im schwachen Licht gleichmäßig beleuchtet, und man kann dann leicht diejenigen Blätter herausfinden, die eine von der Mehrzahl abweichende Lichtempfindlichkeit haben.

Der Standardton. Für die Ausführung der Lichtmessungen ist es von der allergrößten Bedeutung, daß man einen guten Standardton besitzt. Ein solcher kann in folgender Weise hergestellt werden: Photographisches Papier wird wie oben in einer 2- oder 4%igen KBr-Lösung gebadet, getrocknet und mit 12%iger $AgNO_3$-Lösung sensibilisiert. Die Auswaschung muß mit destilliertem Wasser in 24 oder 48 Stunden sehr gründlich ausgeführt werden. Danach wird das Papier in Rhodaminlösungen von verschiedener Konzentration 5 Minuten lang gebadet; man verwendet pro 200 cm³ Wasser entweder 6, 12 oder 18 cm³ der Rhodaminlösung. Das fertige Papier enthält also kein $NaNO_2$ und wird durch Belichtung nur langsam und schwach geschwärzt. Wenn daher das Papier in direktem Sonnenlicht 12—20 Stunden exponiert wird, so erhält man einen Standardton, der fast, bisweilen sogar ganz, konstant ist. Durch Staffelung der Kaliumbromidlösung kann man lichtere und dunklere Töne erhalten, durch Staffelung der Rhodaminlösungen werden die Töne mehr oder weniger rot. Wenn man sich eine Auswahl verschiedener Standardtöne bereitet, kann man sich leicht einen aus-

suchen, dessen Ton mit dem des lichtempfindlichen Papiers genau übereinstimmt. Die Standardtöne werden auch im geschlossenen Raume über $CaCl_2$ aufbewahrt.

Lichtmessungsapparat (Abb. 5). Bei der Ausführung der Lichtmessungen benutze ich einen Handinsolator von ungefähr derselben Konstruktion wie der von WIESNER. Der Insolator besteht aus einem dünnen Holzbrett (*a*); darüber befindet sich ein dünner Karton (*b*) und ein dickerer Karton (*c*) von derselben Größe wie das Holzbrettchen. In den beiden Kartons ist ein viereckiges Fenster (1 × 2,5 cm) ausgespart. Das Holzbrettchen und die beiden Kartons werden an der Rückseite miteinander verklebt. Die lichtempfindlichen Papierstreifen werden zwischen *a* und *b*, der Standardstreifen zwischen *b* und *c* angebracht. Der Farbenfilter wird über das Fenster gelegt und mit einem Gummibande festgehalten.

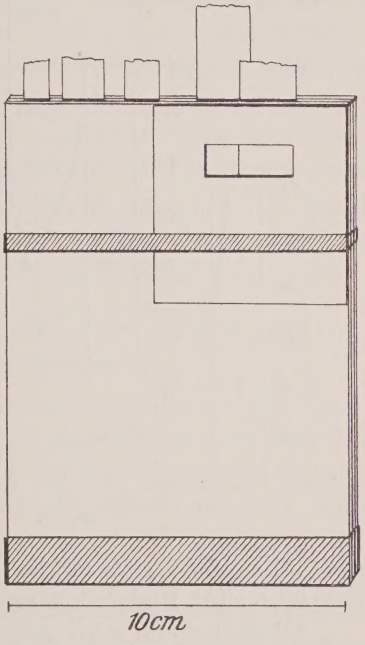

Abb. 5. Lichtmessungsapparat.

Eichung des lichtempfindlichen Papiers. Für das Rhodaminpapier gilt das It-Gesetz, wonach die Schwärzungszeit mit der Lichtintensität umgekehrt proportional ist, nur annähernd, und die Eichung muß daher in folgender Weise ausgeführt werden.

Man nimmt eine elektrische Lampe von etwa 200 Watt und bestimmt die Stärke der rotgelben Strahlen in „Lux" bei einer konstanten Spannung, die 10—20% unter der für die Lampe normalen Spannung liegt. Vor der Messung muß die Lampe mindestens 15 Minuten gebrannt haben. Die Lichtstärke der Lampe wurde in einem gegebenen Fall zu 191 „Lux" gemessen. Danach wurde die Färbungszeit in 150 und 75 cm Entfernung vom Papier gemessen, also bei Beleuchtungsstärken von 85 und 340 „Lux". Die entsprechenden Schwärzungszeiten waren 77 und 22 Minuten. Hieraus ergibt sich, daß die Schwärzungszeit um 3,50mal verkleinert wird, wenn die Lichtintensität viermal so groß wird. Dieser Faktor muß

möglichst genau, mindestens mit 2 Dezimalen, bestimmt werden; er liegt bei den von uns hergestellten Papieren in der Nähe von 3,5 und scheint sich bei höheren Lichtintensitäten nicht zu ändern. Hieraus kann man weiter berechnen, daß, wenn die Lichtintensität mit 1,5 multipliziert wird, gleichzeitig die Schwärzungszeit mit 1,443 dividiert wird.

Mit Hilfe der oben angeführten Messungen

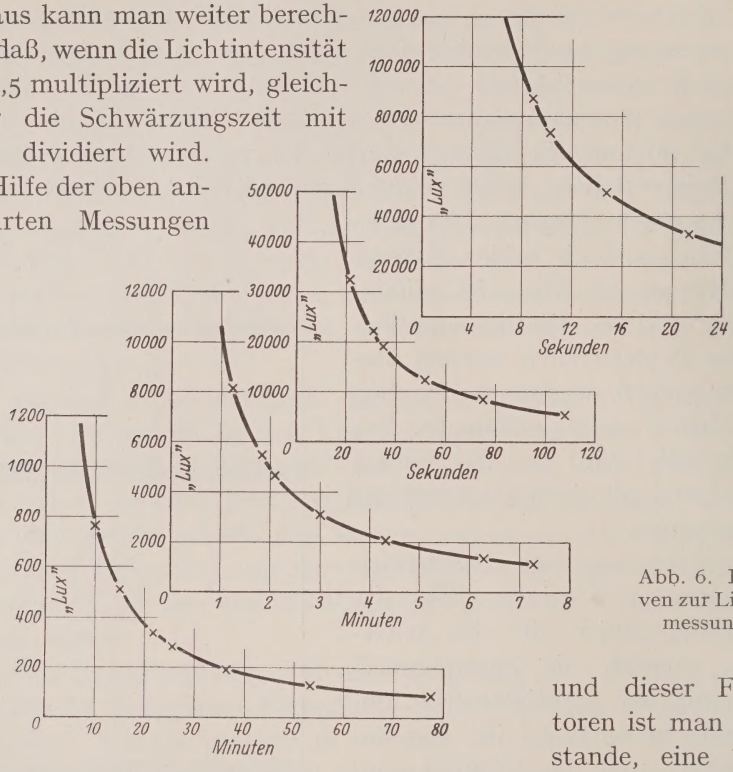

Abb. 6. Kurven zur Lichtmessung.

und dieser Faktoren ist man imstande, eine Tabelle (vgl. Tab. 2) zu entwerfen, die den Zusammenhang zwischen Lichtintensität und Schwärzungszeit wiedergibt.

Diese Tabelle wird graphisch dargestellt (Abb. 6).

Tabelle 2.

Beziehung zwischen Beleuchtungsstärke und Schwärzungszeit des Rhodamin B-Papiers.

Beleuchtungsstärke in „Lux"	Schwärzungszeit	Beleuchtungsstärke in „Lux"	Schwärzungszeit
85	77′	4590	2′5″
127,5	53′22″	5440	1′48″
191,25	36′59″	8160	1′15″
286,8	25′38″	12240	51,8″
340	22′	18360	35,9″
510	15′15″	21760	30,9″
765	10′34″	32640	21,4″
1147,5	7′19″	48960	14,8″
1360	6′17″	73440	10,3″
2040	4′21″	87040	8,8″
3060	3′1″		

Ausführung der Messungen. Hat man nun die Lichtmessungskurven konstruiert, so ist die Ausführung der Messungen sehr einfach; man bestimmt die Schwärzungszeit (mit Hilfe einer Sekundenuhr) und entnimmt aus den Kurven die entsprechende Beleuchtungsstärke. Wenn man über einen guten Standardton verfügt, können die Bestimmungen sehr genau ausgeführt werden.

In der Zukunft wird man wahrscheinlich die Beleuchtungsstärke mit photoelektrischen Zellen messen. Ich möchte doch hervorheben, daß der oben beschriebene Apparat für ökologische Messungen genügend genau ist, und daß er wegen der leichten Transportierbarkeit große Vorteile bietet. Man kann mit dieser Lichtmessungsmethode die Beleuchtungsstärke an beliebigem Ort und zu beliebiger Zeit bestimmen; man kann die relative Beleuchtungsstärke in Wäldern (in Prozenten des Tageslichtes ausgedrückt) messen; ferner kann man den Gang der Beleuchtungsstärke im Laufe des Tages und in den verschiedenen Monaten verfolgen, und kann in dieser Weise Kurven herstellen, die für die Berechnung der Stoffproduktion aus den Assimilationsbestimmungen notwendig sind.

β) Ist die Assimilationsintensität durch die äußeren Faktoren eindeutig bestimmt?

Um die Größe der Bruttoproduktion bei einem gegebenen Blatt berechnen zu können, muß man die Assimilationsintensität bei jeder möglichen Kombination von äußeren Faktoren kennen. Von grundlegender Bedeutung für die folgenden Untersuchungen ist es daher zu wissen, ob die Assimilationsintensität durch Licht, Temperatur, CO_2-Spannung und Spaltöffnungsweite eindeutig bestimmt ist oder ob auch hier variable innere Faktoren (Übersättigung mit Assimilaten oder vielleicht andere) eingreifen können. Namentlich von russischen Forschern (Kostytschew und Mitarbeitern) ist behauptet worden, daß man große Schwankungen in der Assimilationsintensität beobachten könne, die sich nicht auf Änderungen der Spaltöffnungen und äußeren Faktoren zurückführen lassen. In einer Nachprüfung von Boysen-Jensen und D. Müller[1]) konnten diese Untersuchungen nicht bestätigt werden. Es zeigte sich, daß die Assimilationsintensität bei Eschenblättern zu den verschiedenen Tagesstunden ziemlich konstant war, wenn man nur dafür sorgte, daß die Spaltöffnungen sich nicht schließen, und man darf ferner behaupten, daß es ganz unmöglich gewesen wäre, Kurven

[1]) Boysen-Jensen, P. und Müller, D., Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 493, 1929.

über die Beziehungen zwischen Assimilationsintensität und äußeren Faktoren zu konstruieren (wie man es tatsächlich immer tun kann), wenn wirklich die Assimilationsintensität sich plötzlich so stark ändern konnte.

γ) Die Abhängigkeit der Assimilationsintensität von Lichtintensität, Temperatur und CO_2-Spannung.

Wenn wir nun in dem folgenden die Beziehungen zwischen Assimilationsintensität und äußeren Faktoren beleuchten wollen, so gehen wir von der Annahme aus, daß die Blätter sich in horizontaler Stellung befinden. Ferner sei bemerkt, daß die in den folgenden Assimilationskurven wiedergegebenen Werte immer die maximalen sind, die bei dem betreffenden Blatt erhalten werden können, d. h. es sind immer, wo nicht anders bemerkt ist, Blätter mit stark geöffneten Stomata zugrundegelegt. Vom ersten Anfang ab sind bei allen meinen Assimilationsuntersuchungen immer die Spaltöffnungsweite berücksichtigt worden, und es kann nicht eindringlich genug hervorgehoben werden, daß eine solche Kontrolle der Spaltöffnungen ganz unerläßlich ist; es soll später gezeigt werden, daß eine Schließung der Stomata die Assimilationsintensität beinahe zu o hinunterbringen kann. Man darf nicht glauben, daß man, wenn man eine Serie von Assimilationsbestimmungen an einem Blatt im Laufe eines Tages ausführt, dadurch ein Bild von der Assimilationsintensität unter natürlichen Bedingungen erhalten kann; die Stomata ändern sich nur allzu leicht unter den Assimilationsbestimmungen, indem die Blätter in einem Rezipienten eingeschlossen werden müssen. Besonders sei vor Assimilationsuntersuchungen in direktem Sonnenschein gewarnt; diese sollen wenn möglich vermieden werden; ist das nicht möglich, so sollen sie mit sehr kurzen Versuchszeiten und häufiger Erneuerung des Versuchsmaterials ausgeführt werden. Wünscht man den Gang der Assimilation im Laufe des Tages zu untersuchen, so muß man fortwährend frische Blätter nehmen und kontrollieren, daß die Stomata der Versuchsblätter dieselbe Öffnungsweite haben, wie die Blätter in der freien Natur. Der Einfluß der Spaltweite auf die Assimilationsintensität soll später besprochen werden, wenn wir den Einfluß des Wassers auf die Stoffproduktion behandeln.

CO_2-Assimilation und Lichtintensität. Wenn man bei konstanter Temperatur (20°) und der CO_2-Spannung der atmosphärischen Luft die Beziehungen zwischen Lichtintensität und

CO_2-Assimilation bei einer Lichtpflanze wie Sinapis alba untersucht, erhält man eine Kurve, wie sie in Abb. 7 dargestellt ist[1]). Bei der Lichtstärke 0 findet eine CO_2-Abgabe statt wegen der Respiration des Blattes; danach steigt die Kurve ungefähr proportional der Lichtintensität. Der Schnittpunkt zwischen Assimilationskurve und Abszissenachse, der Kompensationspunkt, ist die Beleuchtungsstärke, bei welcher Assimilation und Respiration einander die Wage halten. Dieser liegt für Lichtblätter bei einer Lichtstärke von etwa 600—900 „Lux". Die durchschnittliche Beleuchtungsstärke um 12 Uhr mittags kann in den Sommermonaten zu etwa 50000 „Lux" veranschlagt werden; es geht daraus hervor, daß der Kompensationspunkt für Lichtblätter bei etwa 1,5% des freien Tageslichtes liegt. Allmählich wird die Steigung der Assimilationskurve schwächer, und von einer gewissen Lichtstärke ab verläuft die Kurve parallel mit der Abszissenachse. Die Lichtstärke, bei der die maximale Assimilation erreicht wird, liegt für Lichtblätter bei etwa 10—15000 „Lux", d. h. bei 20—30% des freien Tageslichtes.

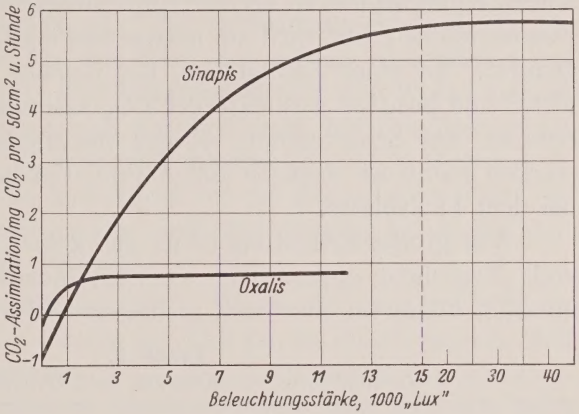

Abb. 7. Lichtassimilationskurven für Sinapis und Oxalis.

[1]) Boysen-Jensen, P., Studies on the production of matter in light and shadow plants. Bot. Tidsskr. 36, 219. Kopenhagen 1918. Abbildungen von Lichtassimilationskurven (20° und 0,03% CO_2) finden sich bei Boysen-Jensen l. c. (Lichtblätter von Sinapis, Rumex und Senecio, Schattenblätter von Oxalis acetosella, Senecio silvaticus und Ajuga reptans, ferner Licht- und Schattenblätter von Sambucus). Ähnliche Assimilationskurven finden sich ferner bei Lundegårdh, Svensk botanisk Tidsskr. 15, 46, 1921 (Lichtblätter von Nasturtium, Schattenblätter von Oxalis, Melandrium, Stellaria), bei Johansson, Svensk botanisk Tidsskr. 20, 107, 1926 (verschiedene Farne), bei Lundegårdh, Medd. Nr. 331 från Centralanstalten för forsöksväsnet på jordbruksomraadet, Stockholm 1928 (Blätter von Spinacia und Solanum, der aufsteigende Ast dieser letzteren Kurve läuft ungefähr parallel mit der Ordinatenaxe, was nicht richtig sein kann), bei Boysen-Jensen, Dansk Skovforenings Tidsskr., Kopenhagen 1929 (Licht- und Schattenblätter von Fagus, Fraxinus und Betula), und bei Boysen-Jensen und D. Müller, Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 503, 1929 (Marchantia und Peltigera). Die Assimilationsuntersuchungen von Harder, Stålfelt und D. Müller sollen später besprochen werden.

Wir untersuchen nunmehr die Lichtassimilationskurve des Blattes einer Schattenpflanze, z. B. Oxalis (Abb. 7). Wie man sieht, ist die Kurvenform ungefähr dieselbe wie bei Sinapis, die absoluten Werte der Kurven sind aber sehr verschieden. Bei dem Schattenblatt ist die Respirationsintensität und die maximale Assimilationsintensität weit kleiner als bei dem Lichtblatt, und auch der Kompensationspunkt liegt bei einer niedrigeren Lichtstärke.

Diese beiden Typen der Lichtassimilationskurven finden wir nicht nur bei Licht- und Schattenpflanzen, sondern auch bei Licht- und Schattenblättern derselben Pflanze. Sie sind freilich durch alle möglichen Übergänge verbunden. Der Unterschied zwischen den beiden Kurventypen ist als eine Anpassungserscheinung aufzufassen. Das schwache Licht wird am besten von den Schattenblättern ausgenutzt. In einer Lichtstärke, bei welcher das Lichtblatt noch nicht eine positive Ausbeute der CO_2-Assimilation gewinnen kann, erreicht das Schattenblatt $\frac{1}{3}$ der maximalen Assimilation. Im starken Licht ist dagegen die Assimilationsintensität weit größer bei dem Lichtblatte.

Von großer Bedeutung ist es, daß keiner der beiden Typen das volle Tageslicht auszunützen vermag, indem die maximale Assimilation schon bei einer weit niedrigeren Lichtstärke erreicht wird.

Tabelle 3.

Kardinalwerte verschiedener Assimilationskurven.

	Atmung, mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde	Steigung, reelle Assimilation bei 1000 „Lux"	Kompensationspunkt „Lux"	Maximale Assimilation, mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde	Maximale Assimilation / Atmung
Sinapis[1]	0,87	1,0	900	8,0[2]	9,2
Avena	0,37	1,5	300	6,5	17,5
Fagus, Lichtblatt	0,5	1,1	500	3,3	6,6
Fraxinus, Lichtblatt	0,6	0,7	700	4,9	8,2
Fagus, Schattenblatt	0,1	0,9	150	1,2	12,0
Fraxinus, Schattenblatt	0,2	1,1	200	2,1	10,5
Marchantia	0,06	0,7	100	0,6	10,0

Die Lichtassimilationskurven sind durch folgende Kardinalwerte charakterisiert (vgl. Tabelle 3):

1. Die Respirationsintensität. Diese ist, wie schon gesagt, und wie es auch aus den Tabellen hervorgeht, sehr verschieden,

[1]) Vgl. Abb. 29.

[2]) Die maximale Assimilation kann doch bei gut gedüngten Pflanzen bedeutend höher sein.

bei Lichtblättern etwa 0,5—0,7, bei Schattenblättern dagegen nur 0,1—0,2 mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde.

2. Die Steigung der Assimilationskurve $\frac{\Delta J}{\Delta L}$. Die Kurven in Abb. 7 sind die apparenten Assimilationskurven, d. h. die für die Darstellung der Kurven benutzten Werte sind die der reellen Assimilation ÷ Respiration des Blattes. Will man aus diesen die reellen Assimilationskurven darstellen, so muß man eine Parallelverschiebung der Kurven vornehmen, so daß sie alle bei dem Nullwert der Ordinatenachse anfangen. Man sieht unmittelbar, daß dann die unteren Teile der Kurven für Licht- und Schattenblätter im großen Ganzen zusammenfallen, daß somit die Steigung der beiden Kurven ungefähr dieselbe ist. Als zahlenmäßiger Ausdruck für die Steigung benutze ich den Wert der reellen Assimilation bei 1000 „Lux". Bei Licht- und Schattenblättern von Fagus variiert diese Größe zwischen 1,1 und 0,9 und auch bei Fraxinus erhält man, wie aus Tabelle 3 hervorgeht, ungefähr dieselben Werte, d. h. so lange die Lichtstärke limitierend auf die Assimilation wirkt, ist die reelle Assimilationsintensität ungefähr dieselbe bei Licht- und Schattenblättern dieser Pflanzen.

3. Der Kompensationspunkt. Wenn die apparenten Assimilationskurven, wie es häufig der Fall ist, in ihrem unteren Teil ungefähr parallel verlaufen, muß die Lage des Kompensationspunktes durch die Größe der Respiration bestimmt sein, was auch tatsächlich der Fall ist. Für Schattenblätter liegt der Kompensationspunkt bei 150—200 „Lux", für Lichtblätter bei 500 bis 900 „Lux".

4. Die maximale Assimilationsintensität. Auch diese Größe steht in vielen Fällen in einer gewissen Relation zur Respirationsintensität, indem Schattenblätter durchgehend eine niedrige und Lichtblätter eine hohe maximale Assimilationsintensität haben. Bestimmt man den Wert des Quotienten $\frac{\text{maximale Assim.}}{\text{Respiration}}$, so findet man, daß dieser Wert bei Schattenblättern 10—12 beträgt, bei Lichtblättern 6—8.

Zusammenfassend kann man also hinsichtlich der Lichtassimilationskurven von Fagus, Fraxinus und vielen anderen Pflanzen sagen, daß die Steigung der Kurven ungefähr konstant ist, und daß die beiden letzten Kardinalwerte durch die Größe der Respiration bedingt sind, so daß dieser Wert in vielen Fällen als ausschlaggebend

für den Verlauf der Assimilationskurven zu betrachten ist. Doch muß scharf hervorgehoben werden, daß dies nicht immer zutrifft, indem sowohl die Steigung als der Wert des Quotienten $\frac{\text{maximale Assim.}}{\text{Respiration}}$ beträchtlich variieren können; das scheint z. B. bei Avena der Fall zu sein. Wodurch diese Abweichungen bedingt sind, liegt noch ganz im dunklen; es findet sich hier ein weites Feld für neue Untersuchungen.

CO_2-Assimilation und Temperatur. Um den Einfluß der Temperatur auf die Assimilationsintensität zu untersuchen, geht

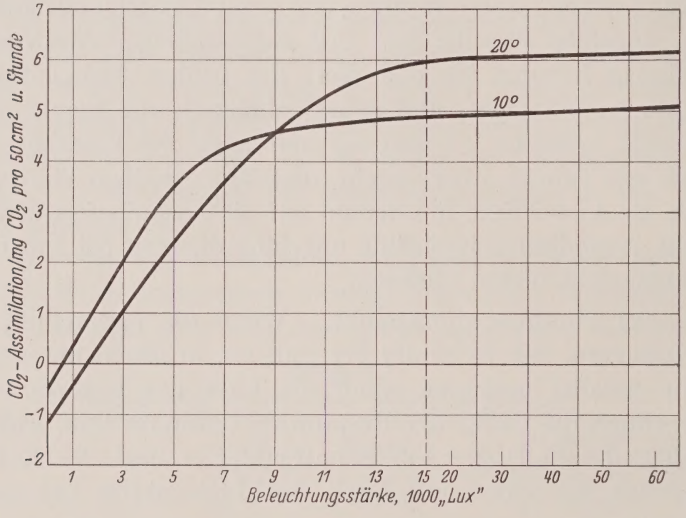

Abb. 8. Lichtassimilationskurven von Chamaenerium angustifolium bei zwei verschiedenen Temperaturen.

man nach D. Müller[1]) am besten in der Weise vor, daß man Lichtassimilationskurven für dieselbe Pflanze bei verschiedenen Temperaturen konstruiert. Die von Müller für die arktische Pflanze Chamaenerium angustifolium gefundenen apparenten Assimilationskurven bei 10° und 20° sind in Abb. 8 wiedergegeben. Aus den Kurven geht hervor, daß die Respirationsintensität mit Abnahme der Temperatur, wie zu erwarten war, sinkt. Ferner bemerkt man, daß die beiden Kurven in ihrem unteren Teil ungefähr parallel miteinander verlaufen, weshalb der Kompensationspunkt bei 10° niedriger liegt als bei 20°. Bei einer Lichtstärke

[1]) Müller, D., Planta 6, 22, 1928.

von etwa 9000 Lux schneiden die beiden Kurven einander. Die maximale Assimilation ist niedriger bei 10° als bei 20°; die Abnahme dieser Größe mit der Temperatur ist doch weit geringer als bei der Atmung. Der Wert der Quotienten Q_{10} (10—20°) war für die Respiration 2,5, für die maximale apparente Assimilation dagegen nur 1,25.

Wenn man eine Parallelverschiebung der in Abb. 8 dargestellten Kurven vornimmt, so daß sie beide bei dem Nullwert der Ordinatenachse anfangen, erhält man die reellen Assimilationskurven. Die unteren Teile der beiden Kurven fallen ungefähr zusammen, so daß bei niedriger Beleuchtungsstärke die reelle Assimilation bei 10° und 20° ungefähr dieselbe ist. Diese Tatsache, daß die reelle Assimilation innerhalb gewisser Grenzen von der Temperatur unabhängig ist, wurde schon von MATTHAEI für höhere CO_2-Spannungen gefunden.

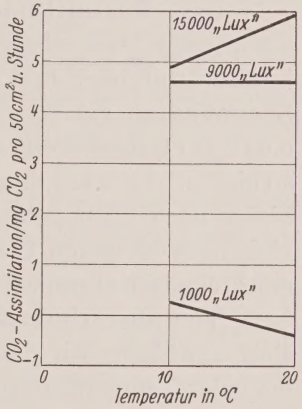

Abb. 9. Temperaturassimilationskurven von Chamaenerium angustifolium bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Aus den in Abb. 8 dargestellten Kurven kann man wieder ein neues Kurvensystem ableiten, das die Abhängigkeit der CO_2-Assimilation von der Temperatur bei verschiedenen Lichtstärken wiedergibt. Diese Kurven sind in Abb. 9 dargestellt; allerdings nur für zwei verschiedene Temperaturen. Man sieht aus den Kurven, daß die Lage des Temperaturoptimums von der Lichtstärke abhängig ist, indem man bei niedrigeren Lichtstärken ein niedrigeres Temperaturoptimum hat und umgekehrt. Bei 1000 „Lux" liegt das Temperaturoptimum unter 10°, die Ausbeute der Assimilation ist bei 10° positiv, bei 20° sogar negativ. Bei 9000 „Lux" ist eine Änderung der Temperatur von 10—20° ohne Einfluß auf die Assimilationsintensität. Bei höheren Lichtintensitäten ist sie höher bei 20° als bei 10°. Die Verschiebung des Temperaturoptimums mit der Lichtstärke ist schon früher von LUNDEGÅRDH gefunden worden; wenn aber dieser Forscher meint, daß man die bei niedrigeren Beleuchtungsstärken gefundene Optima in den Temperaturkurven bei hoher Beleuchtungsstärke wiederfinden kann, so daß diese letzeren einen wellenförmigen Verlauf zeigen sollten, so ist dies, wie D. MÜLLER nachgewiesen hat, kaum richtig. Im Gegenteil darf man er-

warten, daß die Temperaturkurve für hohe Beleuchtungsstärken stetig ist[1]).

Die von D. Müller für arktische Pflanzen gefundene Abhängigkeit zwischen Temperatur und CO_2-Assimilation dürfte auch auf andere Pflanzen übertragbar sein. Doch scheint der Einfluß der Temperatur auf die Assimilation bei höheren Lichtintensitäten bisweilen sehr klein zu sein. Es ergibt sich somit, daß die Pflanzen bei niedriger Temperatur mit einer geringeren Lichtstärke auskommen können als bei höherer Temperatur, was in der Natur von einiger Bedeutung sein dürfte, weil niedrige Temperatur und niedrige Lichtstärke sehr häufig gleichzeitig auftreten.

CO_2-Assimilation und CO_2-Spannung. Um eine erschöpfende Darstellung der Beziehungen zwischen Assimilationsintensität und den drei Außenfaktoren, Licht, Temperatur und CO_2-Spannung zu geben, müßte man Kurven, wie sie in Abb. 8 für 0,03 % CO_2 dargestellt sind, für verschiedene CO_2-Spannungen konstruieren. Es wäre dies experimentell durchführbar. Jedoch ist es bisher noch nicht getan, so daß wir uns begnügen müssen, die Beziehungen zwischen CO_2-Spannung und Assimilationsintensität bei einer einzigen Temperatur zu beleuchten.

Von den Untersuchungen, die über diese Frage angestellt sind, erwähnen wir die von Harder[2]). Diese sind mit Fontinalis bei einer Temperatur von etwa 22° ausgeführt. In Abb. 10 sind die

[1]) E. Beljakoff behauptet, durch seine Untersuchungen die von Lundegårdh gefundenen mehrgipfeligen Temperaturkurven bestätigt zu haben. Bei einer Berechnung des mittleren Fehlers seiner Assimilationsbestimmungen für „Vegakorn" erhält man folgende Zahlen:

Temperatur	3,5°	10,9°	15,3°	20,4°	25,2°	30,8°
Assimilationsbestimmungen Anzahl	25	21	15	15	19	15
Durchschnittliche Assimilationsintensität	2,8	3,98	3,76	6,17	4,00	5,34
Mittlerer Fehler	±0,33	±0,46	±0,23	±0,54	±0,27	±0,39
Spielraum	2,14—3,46	3,06—4,90	3,30—4,22	5,09—7,25	3,46—4,54	4,56—6,12

Rechnet man nun, daß der Spielraum für die Assimilationsbestimmungen gleich dem Mittelwert ± 2 mal des mittleren Fehlers ist, erhält man die in der letzten Kolonne der Tabelle angegebenen Zahlen. Eine graphische Darstellung dieser Werte zeigt, daß man jedenfalls bei Temperaturen unter 20° die von Beljakoff gefundenen Assimilationswerte durch eine stetig ansteigende Kurve ausgleichen kann.

[2]) Harder, R., Jahrb. f. wiss. Bot. 60, 531, 1921.

apparenten Lichtassimilationskurven für zwei verschiedene CO_2-Spannungen dargestellt. Weil die Respirationsintensität durch kleine Änderungen in der CO_2-Spannung nicht beeinflußt wird, darf man annehmen, daß die beiden Kurven in demselben Punkt beginnen. Die Steigung der Kurven ist jedoch sehr verschieden, indem sie mit der CO_2-Spannung wächst. Es wird darum auch der Kompensationspunkt mit steigender CO_2-Spannung nach unten verschoben, so daß eine Vermehrung der CO_2-Menge eine bessere Ausnutzung des schwachen Lichtes ermöglicht. Ferner wächst die Größe der maximalen Assimilation in höherem Maße als die CO_2-Spannung.

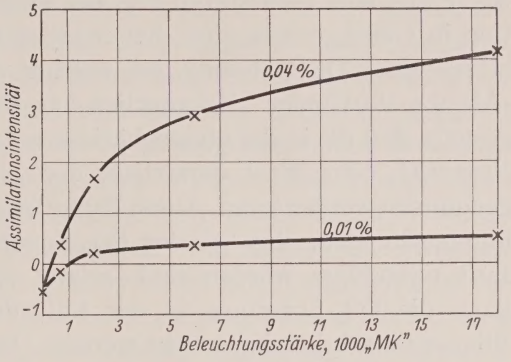

Abb. 10. Lichtassimilationskurven von Fontinalis bei zwei verschiedenen Konzentrationen von $KHCO_3$ (nach HARDER).

Eine Darstellung der reellen Assimilationskurven würde ergeben, daß diese in ihrem ganzen Verlauf durch die Kohlensäurespannung beeinflußt werden. HARDER drückt dies in folgender Weise aus: „bei jeder Konstellation von Lichtintensität und Kohlensäurekonzentration kann die Assimilationsgeschwindigkeit durch die Erhöhung jedes der beiden Faktoren gesteigert werden." Eine Erhöhung der CO_2-Spannung wirkt also bei kleiner Beleuchtungsstärke in ganz anderer Weise auf die Assimilation als eine Erhöhung der Temperatur.

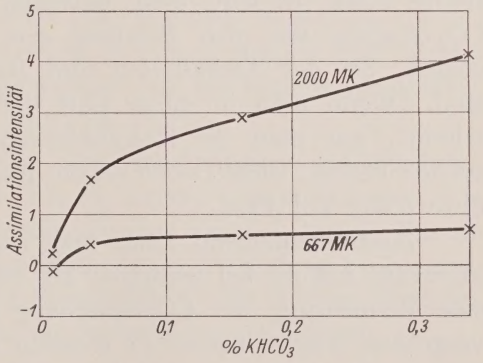

Abb. 11. Kohlensäureassimilationskurven von Fontinalis bei zwei verschiedenen Lichtintensitäten (nach HARDER).

Ganz wie oben kann man aus den in Abb. 10 dargestellten Kurven ein neues Kurvensystem ableiten, das den Einfluß der Kohlensäurespannung auf die Assimilationsintensität bei verschiedenen Lichtintensitäten wiedergibt. Zwei solche Kurven sind in

Abb. 11 dargestellt. Es geht aus der Abbildung hervor, daß die Kurven nicht im Nullpunkt der Abszissenachse anfangen, sondern daß sie diese schneiden. Ebenso wie man für eine bestimmte CO_2-Spannung eine Lichtstärke hat, bei welcher Atmung und Assimilation in Gleichgewicht sind, hat man auch für eine gegebene Lichtstärke eine CO_2-Spannung, bei welcher weder CO_2-Aufnahme noch -Abgabe stattfindet. Bekanntlich hat Reinau die Hypothese aufgestellt, daß die in der atmosphärischen Luft vorhandenen 0,03 Vol.-Proz. CO_2 einen Rest darstellen, der von den Pflanzen nicht aufgenommen werden kann. Diese Hypothese ist, wie alle Assimilationsuntersuchungen, die bei der CO_2-Spannung der atmosphärischen Luft ausgeführt worden sind, zeigen, nicht richtig. Tatsächlich kann die CO_2-Spannung in der Luft durch die Assimilation der Pflanzen stark herabgedrückt werden. Richtig ist aber, daß es eine Restkohlensäure gibt, die nicht assimiliert werden kann; diese ist aber weit kleiner als die in der atmosphärischen Luft vorhandene Menge. Die Größe der Restkohlensäure bei einer gegebenen Lichtintensität läßt sich bestimmen, indem man entweder atmosphärische Luft oder kohlensäurefreie Luft über eine genügend große Blattfläche leitet; es wird dann entweder durch CO_2-Aufnahme oder CO_2-Abgabe von den Blättern eine Kohlensäurespannung entstehen, bei der Assimilation und Respiration im Gleichgewicht sind. Wenn man in dieser Luft den CO_2-Gehalt pro Liter bestimmt, hat man die Restkohlensäure. Nach vorläufigen Versuchen beträgt diese Größe bei der Esche bei höheren Lichtstärken etwa 0,003 Vol.-Proz.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Assimilationsintensität sowohl bei niedrigen als bei hohen Lichtstärken durch eine Vermehrung der CO_2-Spannung innerhalb gewisser Grenzen vergrößert werden kann. Es entsteht daher die Frage, welche Bedeutung diese Tatsache für freiwachsende Pflanzen hat.

Über die Herkunft der Kohlensäure in der Atmosphäre existiert eine große Literatur, auf die wir nicht eingehen wollen. In diesem Zusammenhange interessiert uns nur die Frage, wie stark die CO_2-Spannung in der atmosphärischen Luft variieren kann.

Es kann wohl gesagt werden, daß trotz der Kleinheit der CO_2-Spannung in der Atmosphäre, trotz der starken CO_2-Abgabe von heterotrophen Organismen, von Industrie usw. und trotz dem zeitweise noch viel größeren CO_2-Verbrauch durch die Assimilation der Pflanzen die CO_2-Spannung in der Atmosphäre überraschend

konstant ist, was nur als Folge einer sehr starken Durchmischung in der Atmosphäre verstanden werden kann. Betrachten wir z. B. die sehr genauen Untersuchungen von ROMELL[1]) über den CO_2-Gehalt der Atmosphäre im Kieferwald, so ergibt sich, daß die Einzelbestimmungen des CO_2-Gehaltes zwar ziemlich stark variieren können, daß aber die durchschnittlichen Unterschiede zwischen verschiedenen Lokalitäten und verschiedenen Beobachtungszeiten nur klein sind. Er formuliert das Gesamtergebnis seiner diesbezüglichen Untersuchungen mit folgenden Worten: „Die durchschnittlichen Unterschiede im CO_2-Gehalt der Luft, die eventuell — wenigstens in einem Fall sehr wahrscheinlich — in Kronenhöhe zwischen den untersuchten Beständen oder zwischen den Beständen und der freien Luft vorliegen, übersteigen kaum ein paar Prozent des Normalgehaltes der Luft. Sie sind derart niedrig, daß sie mit vorliegenden Methoden schwierig zu studieren sind. Die Zahlen scheinen eine Tendenz zu unternormalem CO_2-Gehalt in Kronenhöhe in undurchforstetem Bestand anzudeuten.

Dagegen sind die Unterschiede zwischen den Werten 5 cm über dem Boden und in Kronenhöhe teils größer, teils ganz zuverlässig. Sie betrugen in Bispgården etwa 7%, in Björkvik 4—8%.

Ebenso sind die Unterschiede zwischen Morgen und Mittag sicher. Sie betrugen im Durchschnitt für die verschiedenen Stationen in Bispgården 9%, in Björkvik 4%."

Die Schwankungen des durchschnittlichen Kohlensäuregehaltes — und es sind diese, die für unsere Untersuchungen von Bedeutung sind — sind im großen Ganzen ziemlich klein. Nur in unmittelbarer Bodennähe kann eine geringe Steigerung beobachtet werden. Die Bedeutung dieser Steigerung für die meisten Pflanzen ist aber so gering, daß wir sie hier vernachlässigen können.

Zusammenfassend kann man über die Beziehungen zwischen Assimilationsintensität und äußeren Faktoren sagen, daß die Assimilation in der freien Natur eigentlich nur durch Schwankungen der Lichtintensität und der Temperatur beeinflußt wird, und es ist daher ein Kurvensystem, wie es in Abb. 8 dargestellt ist, für die Berechnung der Bruttoproduktion in den meisten Fällen ausreichend.

---

[1]) ROMELL, L. G., Medd. från Statens Skogsforsøgsanstalt Stockholm 1928.

δ) Licht- und Temperaturkurven.

Um aber eine Berechnung der Bruttoproduktion durchführen zu können, muß man ferner den täglichen Gang der Beleuchtungsstärke und Temperatur in den verschiedenen Monaten der Vegetationsperiode kennen.

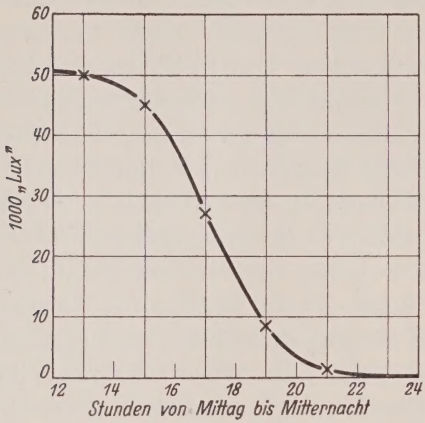

Abb. 12. Kurve der täglichen Beleuchtungsstärke in Sorö, Dänemark, Juli 1928.

In Abb. 12 ist die durchschnittliche Beleuchtungsstärke in Sorö, Dänemark, zu den verschiedenen Tagesstunden des Juli 1928 dargestellt. Die Messungen wurden in der oben beschriebenen Weise ausgeführt. Für die übrigen Monate liegen keine Messungen vor.

Die tägliche Schwankung der Temperatur im Monat Juli in Dänemark ist in Abb. 13 dargestellt.

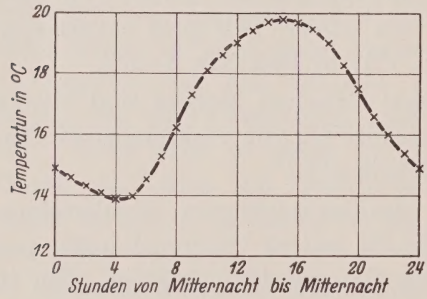

Abb. 13. Kurve der täglichen Temperaturschwankungen im Botanischen Garten, Kopenhagen für Monat Juli. (Durchschnitt von 19 Jahren.) Nach dem dänischen meteorologischen Institut.

ε) Berechnung der Bruttoproduktion.

Wir schreiten nun zur Berechnung der Bruttoproduktion bei einer Einzelpflanze, deren Blattareal die Vegetationsperiode hindurch konstant ist, und deren Blätter sich alle in derselben oder doch ungefähr derselben Beleuchtungsstärke befinden. Als Beispiel wählen wir eine junge Esche in freiem Tageslicht. Wegen Mangel an experimentellem Material läßt sich die Berechnung nur für den Monat Juli durchführen.

Die Bestimmungsstücke bei dieser Berechnung sind die folgenden:

1. Die Kurve der täglichen Schwankung der Beleuchtungsstärke an dem Standorte (Abb. 12).

2. Die Kurve der täglichen Schwankung der Temperatur (Abb. 13).

3. Lichtassimilationskurven der Fraxinusblätter bei verschiedenen Temperaturen. Wir besitzen bisher nur eine solche für 20° (Abb. 14). Jedoch ist die Wirkung der Temperaturschwankungen auf die maximale Assimilationsintensität der Eschenblätter zwischen 10° und 20° nur unbedeutend, so daß man die in Abb. 14 dargestellte Kurve für Berechnung der Bruttoproduktion im Monat Juli verwenden kann.

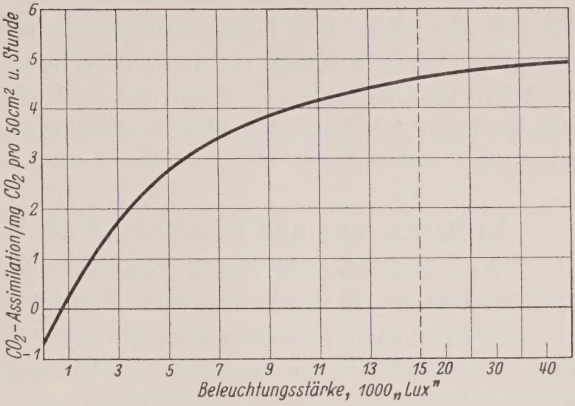

Abb. 14. Lichtassimilationskurve von Fraxinus excelsior

4. Die einseitige Blattfläche; diese betrug 0,38 m².

Aus den Kurven entnehmen wir die folgende Tabelle.

Tabelle 4.

Bruttoproduktion einer Eschenpflanze bei vollem Tageslicht.

Stunde	„Lux"	Assimilation mg CO_2 pro 50 cm²
12—14	50000	+9,8
14—16	45000	+9,8
16—18	27000	+9,4
18—20	8500	+7,6
20—22	700	0,0
22—24		÷1,2
		35,4 mg CO_2

Pro Tag wird somit 70,8 mg CO_2 pro 50 cm² assimiliert, natürlich unter der Voraussetzung, daß die Stomata den ganzen Tag offen sind, was aber bei jungen Eschen am häufigsten der Fall ist. Um diese Menge auf Trockensubstanz umzurechnen, muß man wissen, daß der C-Gehalt der Trockensubstanz bei Fraxinus etwa 50% beträgt. Wenn daher die assimilierte Kohlensäuremenge mit $\frac{24}{44} = 0{,}555$ multipliziert wird, erhält man die tägliche Bruttoproduktion; diese beträgt pro 50 cm² 39,3 mg Trockensubstanz; für den ganzen Monat Juli und eine Blattfläche von 0,38 m² erhält man eine Bruttoproduktion von

$$\frac{39{,}3 \times 30 \times 3800}{50} = 89{,}6 \text{ g.}$$

Eine Berechnung der Bruttoproduktion während der ganzen Vegetationsperiode mit Hilfe dieser Zahlen ist nicht gestattet. Um eine solche durchführen zu können, muß man sowohl Assimilationskurven wie Licht- und Temperaturkurven für jeden Monat separat haben[1]). Diese Aufgabe ist nicht so schwierig zu lösen, wie man vielleicht glauben konnte. Wenn man mit den Assimilationsmethoden vertraut ist, läßt sich eine Assimilationskurve in 2—3 Tagen festlegen.

b) Berechnung und Bestimmung der Nettoproduktion.

Wie oben dargelegt, muß man von der Bruttoproduktion die Betriebskosten abziehen, um zur Nettoproduktion zu gelangen. Freilich kann diese letztere Größe oft auch direkt bestimmt werden und umgekehrt ist man imstande, die Bruttoproduktion als Summe der Betriebskosten und der Nettoproduktion zu berechnen.

Die Betriebskosten, die man bei der Esche von der Bruttoproduktion abziehen muß, um zur Nettoproduktion zu gelangen, sind die folgenden:

1. Trockensubstanzverlust durch Laubfall. Um diesen zu ermitteln, bestimmt man erst die gesamte Blattfläche. Es wird eine Durchschnittsprobe der Blätter gewogen und deren Oberfläche in gewöhnlicher Weise bestimmt (indem die Blätter auf Papier, dessen Areal im Verhältnis zum Gewicht bestimmt ist, gezeichnet und die herausgeschnittenen Papierblätter gewogen werden). Wenn man dann das Gewicht der ganzen Blattmenge kennt, läßt sich die gesamte Blattoberfläche leicht berechnen. Ferner wird der Trockensubstanzgehalt der Durchschnittsprobe bestimmt; man berechnet dann den Trockensubstanzgehalt pro Quadratmeter und hieraus wieder den Trockensubstanzgehalt der gesamten Blattmenge. Diese Größe ist der Trockensubstanzverlust durch Laubfall. Die Blattanalyse wird frühmorgens ausgeführt, wenn die Blätter noch keine Stärke enthalten.

2. Der jährliche Trockensubstanzverlust durch Respiration im Stamme und in den Ästen. Eine solche Bestimmung ist für junge Äste verschiedener Laubbäume von D. Müller ausgeführt

[1]) Es ist nämlich sehr wahrscheinlich, daß die absoluten Werte der Assimilationskurven zu Anfang und Ende der Vegetationsperiode ganz andere sind als in der Mitte. Man weiß über diese Frage noch ziemlich wenig. Sicher ist, daß die maximale Assimilationsintensität bei jungen Buchenblättern sehr niedrig ist, und daß abgeworfene Eschenblätter noch imstande sind zu assimilieren.

worden[1]). Fünfmal des Jahres (in den Monaten Februar, April, Juni, Oktober und Dezember) wurde die Respirationsintensität der Äste bei der durchschnittlichen Temperatur der betreffenden Monate bestimmt. Mit Hilfe einer Luftstrommethode wurde die CO_2-Abgabe der Äste gemessen, und daraus die Respirationsintensität in Milligramm CO_2 pro 100 g Frischgewicht und Stunde berechnet; diese Größe sei a[2]). Wenn man annimmt, daß Stärke veratmet wird, erhält man die Menge der gleichzeitig verschwundenen Trockensubstanz durch Berechnung der Größe $\frac{162 \cdot a}{264} = a \cdot 0{,}61$. Richtiger ist es doch vielleicht, bei dieser Berechnung den C-Gehalt der Trockensubstanz der betreffenden Pflanze zu benutzen. Bei Fraxinus z. B. soll, wie oben dargelegt, die CO_2-Aufnahme oder -Abgabe mit 0,555 multipliziert werden, um den Umsatz an Trockensubstanz zu erhalten; $a \cdot 0{,}555$ ist also der Trockensubstanzverlust im Milligramm pro 100 g Frischgewicht und Stunde. Der Trockensubstanzgehalt des Holzes beträgt bei der Esche etwa 62%. Der Verlust in Prozenten der Trockensubstanz ist daher pro Stunde $\frac{0{,}555 \cdot a \cdot 100}{62 \cdot 1000}$ und pro Monat $\frac{a \cdot 0{,}555 \cdot 100 \cdot 720}{62 \cdot 1000} = a \cdot 0{,}645$.

Beispiel. Mitte Oktober wurde bei einer Temperatur von 13° pro 100 g Frischgewicht und Stunde eine CO_2-Abgabe von 1,97 mg gemessen. Der Verbrauch an Trockensubstanz in dem betreffenden Monat in Prozenten der Trockensubstanz ausgedrückt ist daher 1,27. Werden nun die in den verschiedenen Monaten gefundenen Trockensubstanzverluste graphisch dargestellt, so erhält man eine Kurve, wie sie in Abb. 15 dargestellt ist. Die Fläche, die von der Kurve und der Abszissenachse gebildet wird, stellt den Gesamtverlust an Trockensubstanz während des Jahres dar, und diese kann durch Planimetrierung der betreffenden Fläche leicht ermittelt werden.

Der jährliche Verlust an Trockensubstanz durch die Atmung in Prozenten der Trockensubstanz ausgedrückt, war nach D. Müller bei jungen Ästen von Fraxinus 19,2%.

Ferner findet auch ein Trockensubstanzverlust statt durch Abwurf von Ästen und durch Respiration in dem Wurzelsystem;

---

[1]) Müller, D., Studies on Traumatic Stimulus and Loss of Dry Matter by Respiration in Branches from Danish Forest-Trees. Bot. Arkiv. 4, N. 6, Kopenhagen 1924.

[2]) Der starke Wundreiz muß bei diesen Bestimmungen berücksichtigt werden.

der erstere spielt bei jungen Holzpflanzen keine Rolle, der letztere ist sehr schwierig zu ermitteln.

Eine direkte Bestimmung der Holzproduktion läßt sich bei Esche in folgender Weise ausführen:

Nach Abschluß der Vegetationsperiode, also während des Winters, bestimmt man an dem betreffenden Baum Gewicht und spezifisches Gewicht der Achsenteile. Diese letztere Größe ist bei

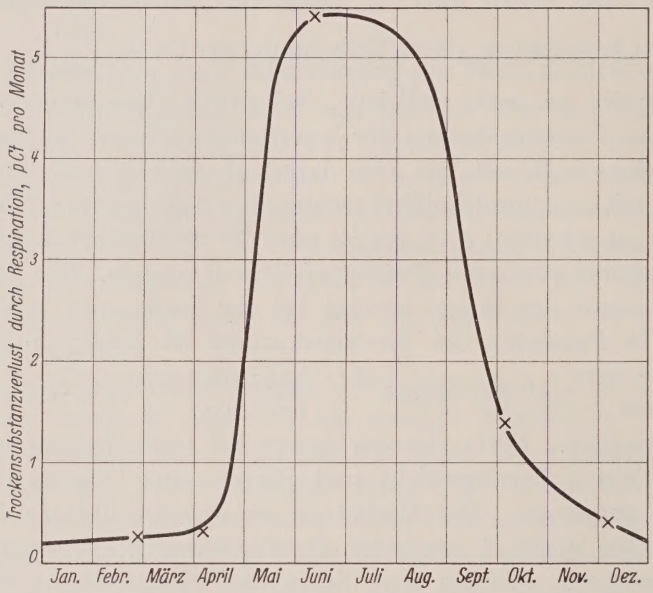

Abb. 15. Verlust an Trockensubstanz pro Monat, in Prozenten des Trockensubstanzgehaltes der Äste ausgedrückt, bei Fraxinus.

Esche etwa 0,78. Das Volumen (v) der Achsenteile ist somit $\frac{\text{Gewicht}}{0{,}78}$. Ferner bestimmt man die Länge (h) der Baumpflanze und den Durchmesser (d) des Holzkernes in $^1/_{10}$ Stammhöhe; aus dieser letzteren Größe erhält man die Stammgrundfläche (g) in der betreffenden Stammhöhe. Berechnet man dann die Größe $\frac{v}{hg}$, so erhält man eine Zahl, die Formzahl (f). Ist umgekehrt Stammgrundfläche und Höhe bekannt, dann kann man mit Hilfe dieser Zahl das Volumen des Baumes berechnen ($v = h\,g\,f$).

Danach bestimmt man das vorjährige Volumen des Baumes. Die vorjährige Länge und die vorjährige Stammgrundfläche des Holzkernes in $^1/_{10}$ der vorjährigen Stammhöhe werden direkt gemessen. Unter der Annahme, daß die Formzahl im Laufe eines

Jahres nicht beträchtlich verändert ist, kann man das vorjährige Volumen berechnen; die Differenz der beiden Volumina ist der Zuwachs des Jahres.

Ein Zuwachs findet auch im Wurzelsystem statt. Dieser wurde in den folgenden Berechnungen nicht berücksichtigt.

Beispiel:

	Gewicht g	Volumen cm^3	Länge cm	Durchmesser cm in $^1/_{10}$ Stammhöhe	Grundfl. (π r^2) cm^2	Formzahl
Herbst 1928	320	410	240	1,4	1,539	1,11
Herbst 1927		243	200	1,18	1,095	

Der Zuwachs in 1928 ist somit 167 cm^3=80,8 g Trockensubstanz.

Will man nun die einzelnen Posten der Stoffproduktion einer Eschenpflanze in einem Jahre berechnen, geht man in folgender Weise vor.

Die Bestimmung der Blattfläche, die während der Vegetationsperiode tätig gewesen ist, kann erst im Oktober, kurz vor dem Laubfalle, wenn die Vegetationsperiode praktisch vorüber ist, ausgeführt werden.

An gleichaltrigen Bäumen bestimmt man den Trockensubstanzverlust durch Respiration in 5 verschiedenen Monaten des betreffenden Jahres, um daraus die gesamte Trockensubstanzverlust durch Respiration berechnen zu können.

Und endlich muß man in der oben beschriebenen Weise die Holzproduktion in demselben Jahre messen.

Beispiel für die Rechnung. Als Beleg gebe ich die Analyse der Stoffproduktion einer jungen Eschenpflanze, die auf einem hellen Orte in Lille Bøgeskov bei Sorö gewachsen ist. Diese Analyse darf jedoch nur als ein Rechenbeispiel aufgefaßt werden. Um eine genaue Vorstellung über die Größe der einzelnen Posten zu erhalten, müßte man über ein größeres Material verfügen. Doch dürften die Zahlen annäherungsweise richtig sein. Die Zahlen gelten für das Jahr 1928.

Der Zuwachs ist schon oben berechnet worden; er betrug 410 ÷ 243 = 167 cm^3 = 129 g Frischgewicht = 80,8 g Trockensubstanz. Hieraus läßt sich ferner berechnen, daß das durchschnittliche Volumen in 1928 327 cm^3 betrug, entsprechend 158 g Trockensubstanz. Benutzt man die Zahl, die D. Müller für den jährlichen prozentualen Trockensubstanzverlust durch Respiration in jungen

Fraxinusästen gefunden hat, nämlich 19,2%, so erhält man einen Trockensubstanzverlust von 30,3 g.

Blattanalyse. Gewicht der Blätter 89 g; die gesamte Blattoberfläche 0,38 m^2; 1 m^2 = 68 g Trockensubstanz; 1 g Blätter (Frischgewicht) = 42,2 cm^2; die gesamte Blatttrockensubstanz 26 g.

Eine Zusammenstellung gibt somit:

Blattfläche	0,38 m^2
Trockensubstanzverlust durch Laubfall	26 g
„ „ Respiration ..	30,3 g
Zuwachs, Trockensubstanz	80,8 g
	137,1 g

Die indirekt ermittelte Bruttoproduktion, die durch Addition von Betriebskosten und Zuwachs gewonnen wird, beträgt somit 137 g[1]). Sie verteilt sich in folgender Weise: Verlust durch Laubfall 19,0%; durch Respiration 22,1%; Zuwachs 58,9%.

c) Das Minimum des Lichtgenusses der jungen Holzpflanzen.

Die vorhergehenden Ausführungen können wir nun verwenden, um die Existenzbedingungen der jungen Waldbäume zu beleuchten. Wir untersuchen zunächst das Vermögen der Holzpflanzen, den Schatten zu ertragen, wobei wir uns jedoch auf die drei Holzarten Buche, Esche und Birke beschränken.

Um das Lichtminimum der jungen Baumpflanzen zu finden, bestimmt man die Beleuchtungsstärke an den Standorten, wo sie vorkommen, mit Hilfe der oben beschriebenen Lichtmessungsmethode. Die Beleuchtungsstärke im Walde ist selbstverständlich eine nach Tageszeit und Bewölkung sehr stark schwankende Größe. Wenn aber die Beleuchtungsstärke in Prozenten des freien Tageslichtes ausgedrückt wird, erhält man eine annähernd konstante, von der Bewölkung unabhängige Größe[2]). Diese benennen wir die prozentuale Beleuchtungsstärke des betreffenden Standortes.

---

[1]) Es wird vielleicht auffallen, daß die S. 37 direkt ermittelte Bruttoproduktion für Monat Juli über die Hälfte der indirekt ermittelten Bruttoproduktion für die ganze Vegetationsperiode ausmacht. Diese Bestimmungen können jedoch nicht verglichen werden. Die erste Größe würde für das volle Tageslicht berechnet, während die zuletzt ausgeführte Berechnung für eine Esche gilt, die bei einer geringeren Lichtstärke gewachsen ist.

[2]) Die Lichtmessungen werden am besten an sonnenfreien Tagen mit konstantem, diffusem Licht ausgeführt. Im Sonnenschein muß man wegen der Sonnenflecken am Waldboden den Lichtmessungsapparat im Bestande herumtragen, um die ungleiche Verteilung der Lichtintensität zu eliminieren.

Man sucht nun die jungen Baumpflanzen im Schatten der älteren Bäume auf und bestimmt die minimale prozentuale Lichtstärke, bei der sie noch gedeihen können. Zum Beispiel findet man, daß junge Buchenpflanzen in den dunkelsten Buchenwaldungen vegetieren können, ja sogar unter jungen Acerpflanzen, die als Vorwuchs in den dänischen Buchenwäldern vorkommen können, finden sich noch Buchen. Die kleinste prozentuale Beleuchtungsstärke, bei der ich Buchenpflanzen getroffen habe, ist 0,25%. Junge Birkenpflanzen finden sich weit seltener in Buchenwaldungen, selbst dann nicht, wenn alte Birken dem Bestande eingemischt sind. Wo aber die Bodenbedingungen der Birke günstig sind, gedeihen die jungen Pflanzen noch bei einer Lichtstärke von 0,8%. Auch die Esche verträgt in der frühen Jugend sehr viel Schatten. Selbst in sehr dunklen Buchenwaldungen, bei einer Lichtstärke von 0,5%, findet man junge Eschenpflanzen, wenn nur Samenbäume vorhanden sind.

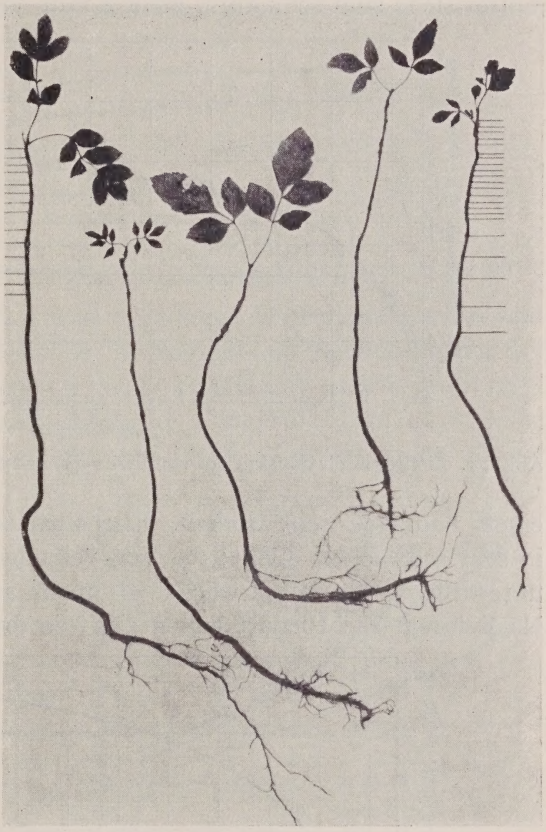

Abb. 16. Junge Eschenpflanzen von einer Beleuchtungsstärke von 0,5—1%. Die Striche an den beiden äußersten Pflanzen zeigen die Plätze der Schuppennarben an.

Im allgemeinen wird man sagen können, daß die betreffenden Holzarten (und dasselbe gilt auch von vielen anderen, z. B. der Eiche) in der frühen Jugend (aber nicht als erwachsene) mit einer sehr geringen Lichtmenge auskommen können.

Das Aussehen der Pflanzen im schwachen Licht ist sehr auffällig. In Abb. 16 sind einige Eschenpflanzen, die in einer Beleuchtungs-

stärke von 0,5—1,0% gewachsen sind, wiedergegeben. Die Achse ist gar nicht verzweigt, und die Pflanze wächst nur durch die Endknospe; Seitenknospen kommen nicht zur Entwicklung. Das Blattsystem wird nur von zwei gegenständigen Blättern gebildet. Die Jahrestriebe sind sehr kurz, etwa 2 mm, und die ganze Pflanze ist

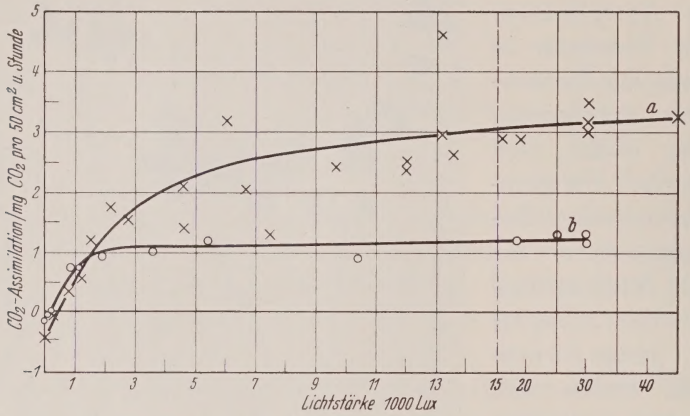

Abb. 17. Lichtassimilationskurven von Licht- (*a*) und Schattenblätter (*b*) der Buche.

einem Kurztrieb sehr ähnlich. Ebenso verhält sich auch die Buche in sehr schwachem Licht; die Verzweigung wird jedoch nicht ganz unterdrückt; die Achse wächst oft mehr oder weniger transversal. Nach ihrem Lichtbedarf lassen sich die drei Baumpflanzen in die

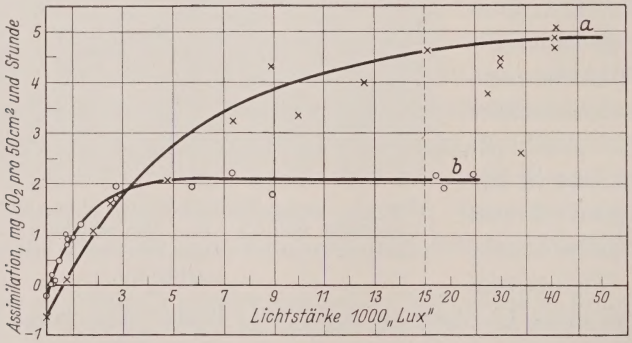

Abb. 18. Lichtassimilationskurven von Licht- (*a*) und Schattenblätter (*b*) der Esche.

Reihe: Buche, Esche, Birke einordnen. Der Unterschied ist aber nicht groß und jedenfalls weit kleiner als bei den älteren Bäumen der drei Holzarten.

Es fragt sich nun, durch welche physiologische Eigenschaften der Unterschied in dem Vermögen, den Schatten zu ertragen, bedingt ist.

Um diese Frage zu beleuchten, gehen wir von der Gleichung aus: Bruttoproduktion = Zuwachs + Betriebskosten.

Der Zuwachs ist bei extremen Schattenpflanzen nur klein, und die Hauptmenge der durch die Assimilation produzierten Trockensubstanz wird zu den Betriebskosten, Respirationsverlust

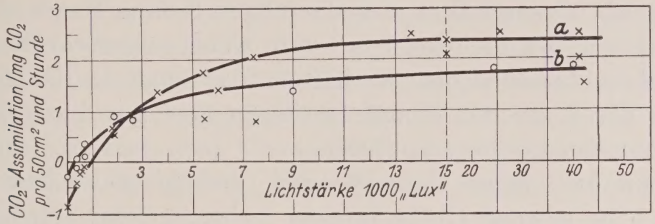

Abb. 19. Lichtassimilationskurven von Licht- (*a*) und Schattenblätter (*b*) der Birke.

und Laubfall, verwendet. Sind die jungen Holzpflanzen klein und von ungefähr derselben Größe, so werden die Betriebskosten bei den verschiedenen Holzarten auch annähernd gleich groß sein. Die Frage ist nun: Warum kann die Buche die dazu notwendige Stoffmenge bei einer kleineren Lichtstärke hervorbringen als die Esche, und diese wieder als die Birke. Das muß offenbar durch die physiologischen Eigenschaften der Blätter bedingt sein. Oben wurde erwähnt, daß Schattenblätter schwaches Licht weit besser auszunützen vermögen als Lichtblätter, weil der Kompensationspunkt niedriger liegt; hieraus darf man schließen, daß je mehr extreme Schattenblätter die jungen Baumpflanzen auszubilden vermögen (d. h. je mehr der Kompensationspunkt erniedrigt werden kann), um so größer auch die Fähigkeit der betreffenden Pflanze sein wird, den Schatten zu ertragen.

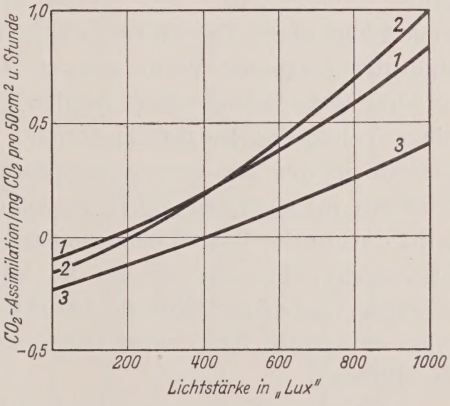

Abb. 20. Verlauf der Lichtassimilationskurven der Schattenblätter von Buche (*1*), Esche (*2*) und Birke (*3*) in der Nähe des Kompensationspunktes.

Die Assimilationskurven für Licht- und Schattenblätter der drei Holzarten sind in den Abb. 17—19 dargestellt. Der Verlauf der Kurven der Schattenblätter in der Nähe des Kompensationspunktes findet sich in vergrößertem Maßstab in Abb. 20. Wie aus

dieser Abbildung hervorgeht, ist die Übereinstimmung zwischen der Lage des Kompensationspunktes und dem Lichtbedürfnisse der drei Holzarten sehr gut. Die Kompensationspunkte der Schattenblätter von Buche, Esche und Birke sind 150, 200 und 400 „Lux"; die Reihenfolge ist also ganz dieselbe wie die für das Lichtbedürfnis. Ferner wurde oben erwähnt, daß die jungen Baumpflanzen sich mit Rücksicht auf ihr Lichtbedürfnis nur wenig unterscheiden; dies entspricht vollkommen dem Verhältnis, daß auch der Unterschied zwischen der Lage der Kompensationspunkte nur klein ist; sie variiert nur von 150 bis 400 „Lux".

Wenn die jungen Baumpflanzen, die bei schwachem Licht wachsen, eine gewisse Größe erreicht haben, gehen sie nach und nach zugrunde, und zwar aus folgenden Ursachen. Die Stammasse und damit auch der Trockensubstanzverlust durch Respiration wird von Jahr zu Jahr größer; wenn die Blattfläche und damit die Bruttoproduktion konstant ist, muß daher die Nettoproduktion, d. h. der Zuwachs, sinken. Die Folge ist, daß die Länge des Jahrestriebes, von Jahr zu Jahr verkleinert wird, bis zuletzt eine Minimalgröße erreicht wird. Der Kampf um das Dasein geht nun in eine neue Phase über. Der Zuwachs kann nicht weiter vermindert werden, und der steigende Verbrauch an Trockensubstanz muß daher in anderer Weise kompensiert werden. Das geschieht durch Verbrauch eines Teiles des Betriebsmaterials, das während der Vegetationsperiode in den Knospen aufgespeichert wird, um zur Bildung von Blättern im nächsten Jahre verwendet zu werden. Jahr um Jahr wird darum die Blattfläche kleiner. Das kann, wie es aus Abb. 16 hervorgeht, bei der Esche in zwei verschiedenen Weisen geschehen, entweder wird die Anzahl der Fiederblätter vermindert oder das ganze Blatt wird harmonisch verkleinert. Zuletzt stirbt die Pflanze.

Bei Acerpflanzen, die in dunklen Buchenwaldungen wachsen, kann man jedoch bisweilen beobachten, daß die Pflanze nicht stirbt, sondern daß eine Regeneration stattfindet. Wenn die Pflanze eine Höhe von 1—2 m erreicht hat, stirbt die Endknospe und die oberirdischen Achsenteile gehen zugrunde. Es kommt aber dann und wann an dem Wurzelhalse eine neue Knospe zur Entwicklung, und diese kann, nachdem die stoffverbrauchenden oberirdischen Achsenteile in dieser Weise abgewickelt sind, das Wachstum fortsetzen.

d) Das Wachstum der jungen Holzpflanzen in verschiedenen Lichtstärken.

Ebensowenig wie die einzelnen Blätter vermögen junge Pflanzen mit horizontal gestellten Blättern, die sich nicht gegenseitig beschatten, das Tageslicht vollkommen auszunützen. Dies geht aus einigen Versuchen von BÜHLER[1]) hervor, in denen junge Holzpflanzen in verschiedene Lichtstärken eingepflanzt wurden. In einem seiner Versuche variierte er die Lichtstärke durch hölzerne Deckgitter; je nach dem Abstand der Latten wurde das Licht um ¼, ½ und ¾ vermindert. Der Versuch wurde in Großholz bei Tübingen im Jahre 1904 mit 1—2jährigen Pflanzen der unten angeführten Holzarten begonnen. Ein Beet wurde freigelassen, die anderen wurden in der oben beschriebenen Weise bis Frühjahr 1907 beschattet. Im Herbst 1907 wurde je die Hälfte der 10 Pflanzenreihen ausgeschnitten, die Pflanzen wurden grün gewogen. Das Ergebnis ist in Tabelle 5 zusammengestellt.

Tabelle 5.

Holzart	bei vollem Licht	bei		
		¾	½	¼
		des vollen Tageslichtes		
Gewicht der Pflanzen[2]). Verhältniszahlen.				
Fichte	100	90	65	17
Bergföhre	100	60	51	26
Schwarzföhre	100	68	33	8
Weymouthsföhre	100	70	88	44
Lärche	100	80	75	42
Tanne	100	128	120	44
Birke	100	52	49	14
Buche	100	57	111	38
Esche	100	100	91	50
Hainbuche	100	89	62	19
Linde	100	97	80	44
Schwarzerle	100	88	80	56
Stieleiche	100	92	75	53
Traubeneiche	100	108	67	38

[1]) BÜHLER, A., Der Waldbau, I, p. 106, 1918.

[2]) Um den genauen Zuwachs zu erhalten, müßte das Gewicht der Pflanzen bei dem Anfange des Versuches abgezogen werden. Diese Größe hat BÜHLER leider nicht angegeben.

Im Durchschnitt ergeben sich folgende Verhältniszahlen:

Tabelle 6.

	bei vollem Licht	bei		
		¾	½	¼
		des vollen Tageslichtes		
für alle Holzarten ...	100	84	77	35
für Buche, Esche, Hainbuche und Linde ..	100	86	86	38

Die unteren Zahlen in Tabelle 6 sind in Abb. 21*a* graphisch dargestellt. Zum Vergleich ist eine Lichtassimilationskurve der Buche in Abb. 21*b* wiedergegeben (die Beleuchtungsstärke ist in beiden Fällen in Prozenten des freien Tageslichtes ausgedrückt). Wenn auch die Übereinstimmung der beiden Kurven nicht vollkommen ist, so ist es doch unverkennbar, daß die Form der Kurven dieselbe ist. Schon bei einer Beleuchtungsstärke von 50 % des freien Tageslichtes erreichen die jungen Baumpflanzen einen Zuwachs, der nur 14% unter der maximalen liegt.

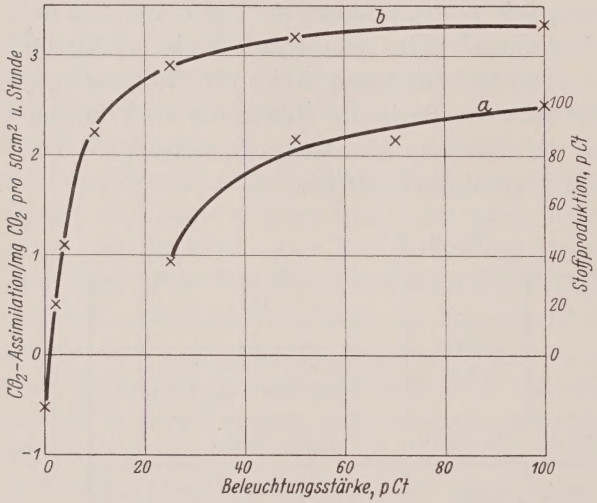

Abb. 21. Kurve *a*. Die prozentische Stoffproduktion bei Baumpflanzen als Funktion der prozentischen Beleuchtungsstärke. Kurve *b*. Lichtassimilationskurve für Lichtblätter der Buche als Funktion der prozentischen Beleuchtungsstärke.

2. Die Stoffproduktion bei Einzelpflanzen mit veränderlichem Blattareal.

Wir haben in den bisherigen Untersuchungen nur den Fall betrachtet, daß die Blattoberfläche während der Vegetationsperiode konstant ist, wie es bei den meisten Holzpflanzen der Fall ist. In ganz anderer Weise verhalten sich z. B. die einjährigen Pflanzen. Doch müssen hier mindestens zwei verschiedene Typen unterschieden

werden, nämlich Pflanzen mit durch die Blütenbildung begrenzter vegetativer Entwicklung und Pflanzen mit unbegrenzter vegetativer Entwicklung.

a) Sinapistypus.

Als Beispiel des ersten Typus wählen wir z. B. Sinapis. Die Entwicklung dieser Pflanze zerfällt in folgende Phasen. Nach der Keimung beginnt die vegetative Entwicklung. Diese ist dadurch charakterisiert, daß die Assimilate zur Bildung von neuen Blättern verwendet werden. Die Blattfläche wird daher während dieser Phase fortwährend vergrößert, und die Bruttoproduktion, die in jedem Augenblick der Blattfläche proportional ist, wächst daher in progressivem Verhältnis. Wenn die Pflanzen eine gewisse Größe erreicht haben, beginnt die Phase des Blühens; die Blattoberfläche ist von nun an in vielen Fällen ungefähr konstant, und die Assimilate werden zur Bildung von Blüten und Samen verwendet.

Wir untersuchen zunächst, wie man eine Analyse der Stoffproduktion zu einem beliebigen Zeitpunkt während der vegetativen Phase auszuführen hat.

Die Bestimmungsstücke bei dieser Berechnung sind die folgenden:

1. Die Kurven der täglichen Schwankungen der Beleuchtungsstärke am Standort. Wir benutzen Abb. 12.
2. Die Kurven der täglichen Schwankungen der Temperatur (Abb. 13).
3. Lichtassimilationskurven der Sinapisblätter bei verschiedener Temperatur. Wir benutzen die in Abb. 7 dargestellte Kurve für Sinapis, die doch nur für 20^0 gültig ist.
4. Die einseitige Blattoberfläche. Diese betrug bei der untersuchten Pflanze 50 cm^2.
5. Die Respirationsintensität der Achsenteile (Stamm + Wurzel). Pro 1 g und Stunde war diese Größe 0,16 mg CO_2 (20^0).
6. Frischgewicht und Trockengewicht der Achsenorgane und Blätter. Für die untersuchte Pflanze wurden folgende Zahlen gefunden:

	Frischgewicht	Trockengewicht
Blätter	1,30 g	0,168 g
Achsenorgane	0,96 g	0,111 g
	2,26 g	0,279 g

Wir gehen nur zur Berechnung der Bruttoproduktion über.

Tabelle 7.

Bruttoproduktion einer Sinapispflanze.

Stunde	„Lux"	Assimilation mg CO_2 pro 50 cm^2
12—14	50000	11,5
14—16	45000	11,5
16—18	27000	11,5
18—20	8500	9,4
20—22	700	0,0
22—24	0	+ 1,6
		42,3

Pro Tag wird somit 84,6 mg CO_2 pro 50 cm^2 assimiliert; der C-Gehalt der Trockensubstanz ist bei Sinapis nicht bekannt; wenn man annimmt, daß dieser derselbe ist wie bei Stärke, findet man, daß die tägliche Produktion an Trockensubstanz 52 mg beträgt. Nun war die Blattoberfläche der untersuchten Pflanze gerade 50 cm^2, und die gesamte Bruttoproduktion pro Tag ist darum auch 52 mg.

Bei einjährigen Pflanzen umfassen die Betriebskosten nur den Trockensubstanzverlust durch Atmung. Die Produktionsgleichung lautet in diesem Falle Bruttoproduktion = Nettoproduktion + Atmungsverlust[1]). Die Größe des Atmungsverlustes in den Achsenorganen ist in dem untersuchten Falle 0,96 × 0,16 × 24 = 4 mg CO_2, 2,4 mg Trockensubstanz[2]) entsprechend. Die Nettoproduktion ist somit 49,6 mg Trockensubstanz pro Tag, 17,8% der Trockensubstanz der Pflanze. Wir nennen diese Größe die prozentuale Stoffproduktion im Momente der Untersuchung[3]).

[1]) Die Nettoproduktion umfaßt sowohl Kraut wie Samen. Mehr korrekt wäre es vielleicht gewesen, als Nettoproduktion nur die Samen zu betrachten, indem die Blätter und Achsenorgane bei den einjährigen ebenso wie bei den mehrjährigen Pflanzen eigentlich nur Produktionsmittel sind, die nach der Vegetationsperiode zugrunde gehen, so daß nur die Samen im Leben bleiben. Aus praktischen Gründen habe ich die oben angeführte Definition gewählt.

[2]) Weil diese Größe so klein ist, ist es überflüssig, sie für die Temperaturschwankungen im Laufe des Tages zu korrigieren.

[3]) Dieser letztere Wert kann auch direkt bestimmt werden. Ist z. B. der gesamte Trockensubstanzgehalt einer Sinapispflanze im Anfang einer Woche 0,6 g und am Ende derselben Woche 1,7 g, so errechnet sich die tägliche prozentische Produktion an Trockensubstanz nach der Gleichung $0{,}6\left(1+\frac{x}{100}\right)^7 = 1{,}7$; $x = 16{,}0$. Der oben gefundene Wert, 17,8%, stimmt mit den in dieser Weise direkt bestimmten Werten gut überein (vl. Boysen-Jensen, Bot. Tidsskr. 36, 245, 1918). Die betreffenden Versuchspflanzen waren in Töpfen kultiviert. Sinapispflanzen, die unter günstigeren Bedingungen kultiviert sind, werden sicher höhere Werte geben.

Wenn wir die oben angeführten Zahlen zusammenstellen, erhalten wir die folgende Tabelle:

Tabelle 8.

Blattoberfläche	50 cm^2
Bruttoproduktion	52 mg
Atmungsverlust	2,4 mg
Nettoproduktion	49,6 mg
Tägliche prozentische Produktion an Trockensubstanz	17,8 %

Wir denken uns nun, daß wir eine passende Anzahl von einjährigen Pflanzen besitzen, die so kultiviert sind, daß sie sich nicht gegenseitig beeinflussen. Mit einem Zwischenraum von etwa einer Woche nehmen wir einige Pflanzen heraus und bestimmen die in Tabelle 8 angegebenen Größen. Ferner bestimmt man natürlich auch Frischgewicht und Trockengewicht der Blätter und Achsenorgane und berechnet die tägliche prozentuale Produktion an Trockensubstanz. Mit Hilfe der in dieser Weise gewonnenen Zahlen kann man Kurven konstruieren, die die tägliche Größe der Bruttoproduktion, der Nettoproduktion und des Atmungsverlustes im Laufe der Vegetationsperiode wiedergeben. Aus den Arealen, die diese Kurven mit der Abszissenachse bilden, kann man eine neue Kurvenschar konstruieren, die die Gesamtsumme an Trockensubstanz, die an einem gewissen Zeitpunkte der Vegetationsperiode produziert oder verbraucht ist, wiedergibt.

Endlich ist es für die Analyse der Stoffproduktion von Bedeutung, die Verteilung der Bruttoproduktion am Ende der Vegetationsperiode zu untersuchen.

Leider ist noch kein Material vorhanden, um diese Probleme näher zu behandeln. Dagegen ist die Stoffproduktion in Beständen von einjährigen Pflanzen, z. B. von Sinapis, ziemlich eingehend untersucht. Auf diese Untersuchungen, die auch die Stoffproduktion der Einzelpflanze einigermaßen beleuchten, werden wir in einem der folgenden Abschnitte zurückkommen.

b) Cucumistypus.

Bei dieser und einigen anderen Pflanzen wird die vegetative Phase durch die Blütenbildung nicht abgebrochen, sondern es findet während der ganzen Vegetationsperiode, also auch während des Blühens, eine ständige Vermehrung der Blattoberfläche statt. Falls genügend Raum vorhanden ist, ist daher auch die Gesamttrockensubstanz, die eine Kürbispflanze im Laufe einer Vegetationsperiode

produzieren kann, enorm groß. GREGORY[1]), der die Entwicklung von Cucumis quantitativ verfolgte, hat zeigen können, daß die Vermehrung der gesamten Blattfläche dem Exponentialgesetz folgte.

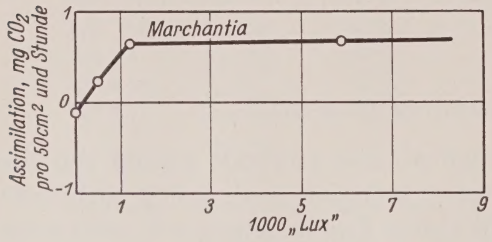

Abb. 22. Lichtassimilationskurve von Marchantia polymorpha.

c) Schattenpflanzen.

Im Gegensatz zu Sinapis und Cucumis, die beide Lichtpflanzen sind, wollen wir nun kurz die Entwicklung einer Schattenpflanze besprechen.

Es wurde oben dargestellt, daß die Lichtassimilationskurve der Licht- und Schattenpflanzen sich in bezug auf Respirationsintensität, Kompensationspunkt und maximale Assimilation unterscheiden, und daß dieser Unterschied als eine Anpassungserscheinung aufzufassen ist. Dies soll durch eine Untersuchung der Stoffproduktion bei Marchantia näher beleuchtet werden.

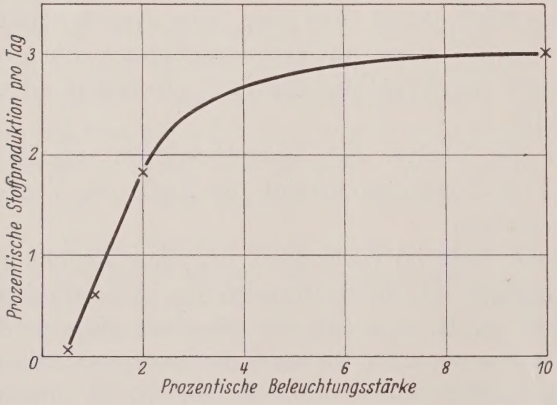

Abb. 23. Trockensubstanzproduktion bei Marchantia als Funktion der Beleuchtungsstärke.

Die Assimilationskurve für diese Pflanze ist in Abb. 22 wiedergegeben[2]), sie ist die extremste Schattenkurve, die wir überhaupt gefunden haben. Die Respirationsintensität beträgt nur 0,06 mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde, der Kompensationspunkt liegt bei 100 „Lux", und die maximale Assimilationsintensität ist nur 0,6 mg. Der Gehalt an Trockensubstanz pro 50 cm² Oberfläche war bei der untersuchten Marchantia 0,18 g. Aus diesen Daten in Verbindung mit der Kurve der durchschnittlichen Beleuchtungsstärke im Juli läßt sich

[1]) GREGORY, F. G., Ann. of Botany 35, 93, 1921.

[2]) Vgl. BOYSEN-JENSEN, P. und MÜLLER, D., Jahrb. f. wiss. Bot. 70, 503, 1929.

berechnen, wie viel organische Trockensubstanz die untersuchte Marchantiapflanze in verschiedenen Lichtstärken täglich produzieren konnte. Es sei doch hervorgehoben, daß man bei Untersuchung der Stoffproduktion bei Marchantiapflanzen aus Standorten mit verschiedenen Lichtstärken andere Werte finden würde, weil, wie oben dargelegt, eine Akkommodation an die jeweiligen Lichtverhältnisse stattfindet.

Das Ergebnis einer solchen Berechnung findet sich in Tabelle 9 und in graphischer Darstellung in Abb. 23. Man sieht aus der Abbildung, daß der Kompensationspunkt für die Stoffproduktion bei einer prozentualen Lichtstärke von etwa 0,4 liegt. Der Lichtgenuß der betreffenden Pflanzen betrug etwa 0,6% des freien Tageslichtes. Schon in einer Lichtstärke von 4—5% wird beinahe die maximale Stoffproduktion erreicht.

Tabelle 9.

	100% Licht		10% Licht		2% Licht		1% Licht		0,5% Licht	
	„Lux"	Assimilation mg CO_2 pro 50 cm^2	„Lux"	Assimilation mg CO_2 pro 50 cm^2	„Lux"	Assimilation mg CO_2 pro 50 cm^2	„Lux"	Assimilation mg CO_2 pro 50 cm^2	„Lux"	Assimilation mg CO_2 pro 50 cm^2
12—14	50000	1,2	5000	1,2	1000	1,06	500	0,54	250	0,20
14—16	45000	1,2	4500	1,2	900	0,98	450	0,44	225	0,16
16—18	27000	1,2	2700	1,2	540	0,56	270	0,22	135	0,03
18—20	8500	1,2	850	0,94	170	0,1	85	÷0,02	43	÷0,06
20—22	700	0,76	70	÷0,06	14	÷0,1	7	÷0,12	4	÷0,12
22—24	0	÷0,12	0	÷0,12	0	÷0,12	0	÷0,12	0	÷0,12
Assimilation mg CO_2 pro 50 cm^2 und 12 Stunden		5,4		4,4		2,5		0,9		0,09
Assimilation mg Trokkensubstanz pro 50 cm^2 und Tag		6,6		5,4		3,1		1,1		0,11
Prozentische Stoffproduktion pro Tag ...		3,7		3,0		1,82		0,61		0,06

II. Analyse der Stoffproduktion in Pflanzenassoziationen.

1. Die Assimilationssysteme.

Wir haben bisher nur den Fall behandelt, daß die Blätter der Pflanze alle das volle Tageslicht genießen. Wie oben dargelegt, wird die maximale Assimilationsintensität in diesem Falle bei einer Lichtintensität erreicht, die weit kleiner als das freie Tageslicht ist, und solche Pflanzen vermögen daher das freie Tageslicht nicht vollkommen auszunützen. Man könnte daher vielleicht vermuten, daß das Licht in der Natur im Überschuß vorhanden wäre, was doch nicht richtig sein würde. Nur ausnahmsweise findet man nämlich in der freien Natur voll belichtete, horizontal gestellte Blätter, meistens begegnet man Pflanzenassoziationen, bei denen die gesamte, einseitige Blattoberfläche mehrmals so groß wie die des Bodenareals ist, so daß die Blätter sich gegenseitig beschatten müssen. Es kommt in diesem Falle zu Ausbildung von Assimilationssystemen, die sich mit Rücksicht auf die Ausnützung des Lichtes und die assimilatorische Leistungsfähigkeit sehr verschieden verhalten. Als Beispiel solcher Assimilationssysteme nennen wir: 1. das Assimilationssystem der Nadelhölzer, z. B. der Kiefer. Die einzelnen Nadeln sind dünn und geben nur wenig Schatten, weshalb der Lichtabfall in diesem System ziemlich regelmäßig ist. 2. Das Assimilationssystem der Laubhölzer, das ganz anders gebaut ist. Man wird hier vielleicht zwei Haupttypen unterscheiden können, je nachdem die Blätter horizontal oder vertikal gestellt sind. Der erste dieser Typen gliedert sich wieder in zahlreiche Untertypen. 3. Ein neues Assimilationssystem findet man auf Graswiesen, wo die meisten Blätter schräg gestellt sind, im Gegensatz zu den 4. Assoziationen im Waldschatten, wo die Blätter horizontal gestellt sind. Es wäre eine interessante Aufgabe, diese Fragen näher zu verfolgen, jedoch müssen wir uns hier auf einige prinzipielle Fragen beschränken und speziell werden wir untersuchen müssen, wie eine Blattfläche, die größer als das Bodenareal ist, angebracht sein muß, damit das Licht so vollkommen wie möglich ausgenützt wird.

Um diese Frage näher zu beleuchten, beginnen wir mit einem Gedankenexperiment. Wir denken uns, daß wir anstatt der einzelnen Blätter eine assimilierende Fläche haben von demselben Bau und derselben Dicke wie bei den einzelnen Blättern. Diese Fläche soll nun bedeutend größer sein als das Areal, auf dem sie angebracht werden soll, z. B. dreimal so groß. Um die Fläche anzubringen,

kann man in zwei verschiedenen Weisen vorgehen. Entweder zerlegt man die Fläche in drei Teile, die übereinander ausgespannt werden, wie in Abb. 24a, oder man faltet die Fläche wie in Abb. 24b. Wie verhält sich nun die Assimilationsgröße in den beiden Fällen? Im ersten Fall befindet sich die obere Fläche in vollem Tageslicht und wird die maximale Assimilationsintensität erreichen können (wenn das Assimilationssystem nicht durch Sonnenlicht oder Dürre geschädigt wird); sie wird aber das gesamte Tageslicht bei weitem nicht ausnützen können, weil die maximale Assimilationsintensität schon bei einer Lichtstärke, die etwa $\frac{1}{3}$ des durchschnittlichen Tageslichtes ausmacht, erreicht wird. Die beiden unteren Flächen befinden sich in sehr schwachem Licht und werden daher nur eine geringe Assimilationsintensität haben können. Im zweiten Fall wird dagegen jeder Teil der assimilierenden Fläche einer Lichtintensität von $\frac{1}{2}$—$\frac{1}{4}$ des Tageslichtes ausgesetzt sein. Aber diese Lichtintensität ist in vielen Fällen ausreichend, um eine Assimilationsintensität von ungefähr derselben Größe wie die der oberen Fläche in Abb. 24a zu erreichen. Weil aber das Areal in Abb. 24b dreimal so groß ist wie die obere Fläche in Abb. 24a, wird die gesamte Assimilationsintensität im zweiten Falle weit größer sein als im ersten.

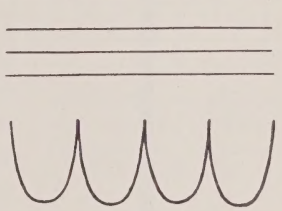

Abb. 24. Schematische Anordnung von assimilierenden Flächen.

Bei Assimilationssystemen ist somit eine günstige Ausnutzung des Lichtes dadurch bedingt, daß 1. so wenig Blätter wie möglich dem vollen Tageslicht ausgesetzt sind, so daß die Mehrzahl der Blätter sich im Halbschatten befindet, daß 2. das Licht so gleichmäßig wie möglich über die einzelnen Blätter verteilt wird, und daß 3. das Licht so vollständig wie möglich im Assimilationssystem absorbiert wird.

Von unseren einheimischen Laubbäumen vermag wohl die Buche am besten das Licht auszunützen, weshalb wir das Assimilationssystem dieses Baumes im Lichte der angeführten Erörterungen untersuchen wollen. Die Blattstellung der Buche ist zweizeilig, und die Knospen sitzen daher an den Flanken der Triebe. Wenn die Knospen sich zu Trieben entwickeln, erhält man ein flaches System, einen Plan. Von den Knospen des Jahrestriebes entwickeln sich die oberen zu Langtrieben, die unteren dagegen zu Kurztrieben oder gar nicht. Durch Drehung der Blattstiele stellen sich die

Blätter nach demselben Plan wie die Äste, und die Löcher zwischen den Blättern der Langtriebe werden durch die Blätter der Kurztriebe ausgefüllt. Auf diese Weise entsteht ein Blättermosaik, eine beinahe zusammenhängende Fläche von Blättern, und solche Blätterpläne sind die Einheiten, aus denen das Assimilationssystem der Buche aufgebaut ist. In Abb. 25 ist versucht worden, das Assimilationssystem von älteren Buchen schematisch darzustellen. Man sieht aus der Abbildung, daß die Blätterpläne in Etagen übereinander angebracht sind, die oberen gehen schräg nach oben, die mittleren sind ungefähr wagerecht, und im unteren Teile der Krone sind sie oft hängend. Das Licht, das durch die oberen Pläne hindurchgeht, wird über die unteren gleichmäßig verteilt, indem die verschiedenen Pläne sich in einem gewissen Abstand voneinander befinden, und die Blätter in den verschiedenen Höhenschichten der Krone sind darauf eingestellt, das Licht, das sie genießen, so vollkommen wie möglich auszunützen. Wie es aus Abb. 25 hervorgeht, ist der Wald nach oben durch eine Wellenlinie begrenzt (vgl. Abb. 24 b).

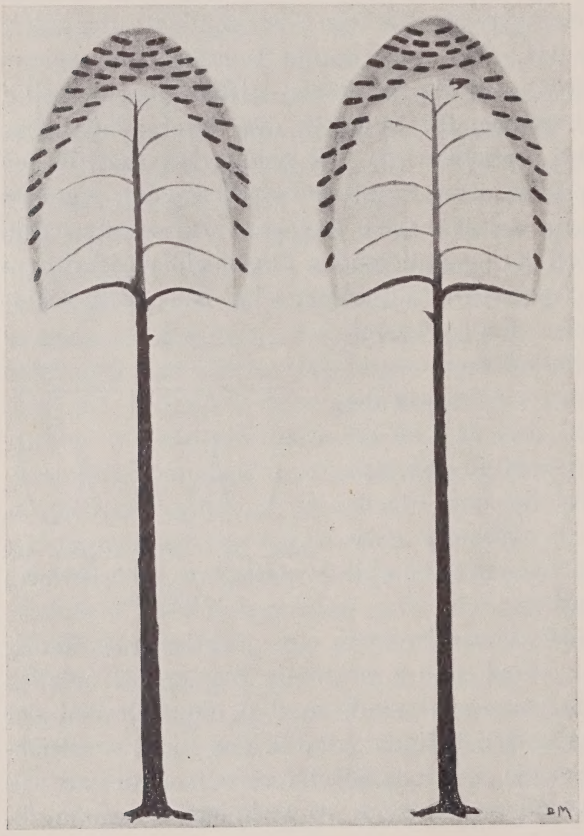

Abb. 25. Schematische Darstellung des Assimilationssystems der Buche.

Durch den Bau des Assimilationssystems in einem Buchenwald wird somit erreicht, daß so wenige Blätter wie möglich dem vollen Tageslichte ausgesetzt werden, während der größere Teil

nur einen Bruchteil des Tageslichtes genießt. Weil ferner die Lichtabsorption der Baumkrone sehr groß ist — sie beträgt etwa 99% des Tageslichtes —, wird das Licht in dem Buchenwald den oben dargestellten Prinzipien gemäß in sehr vollkommener Weise ausgenutzt.

Auch bei Assoziationen von krautartigen Pflanzen, z. B. Gräsern in Wiesen und Grasfluren, sieht man, daß bei der Anordnung des Assimilationssystems dasselbe Prinzip gefolgt wird: Die Assimilationsorgane, die Blätter, sind schräg gestellt, so daß sie, wie aus Abb. 26 hervorgeht, nur einen Bruchteil des einfallenden Lichtes empfangen (nämlich I sin α, wenn I die Beleuchtungsstärke und α der Einfallwinkel ist). Man darf daher erwarten, daß diese schräggestellten Blätter in weit höherem Maße als horizontale Blätter das freie Tageslicht auszunützen vermögen. Gleichzeitig wird auch bei dieser Anordnung erreicht, daß die Blattfläche mehrmals so groß sein kann, wie das entsprechende Bodenareal. In Pflanzenassoziationen in schwachem Licht, z. B. in Waldesschatten, stehen dagegen die Blätter horizontal und decken sich gegenseitig nicht. Hier ist die Beleuchtungsstärke so niedrig, daß eine vollkommene Ausnützung des Lichtes von seiten der Blätter auch in horizontaler Stellung möglich ist.

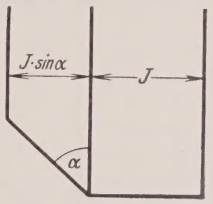

Abb. 26. Beleuchtung von schräg gestellten Flächen im Verhältnis zu horizontalen.

2. Die Bruttoproduktion in Pflanzenassoziationen als Funktion der Beleuchtungsstärke.

Weil somit die einzelnen Blätter in einer Pflanzenassoziation nicht das volle Licht genießen, muß man, wenn man die Assimilationsintensität einer Pflanzenassoziation bei verschiedenen Lichtstärken untersucht, eine ganz andere Kurvenform erwarten, als die, die für horizontale Blätter gefunden wurde.

Das ist auch tatsächlich der Fall. Um diese zu beleuchten, beginnen wir mit den Untersuchungen von Stålfelt [1]) über die Assimilation bei Ästen von Kiefer und Fichte. Bei einjährigen Ästen, bei denen die Nadeln ungefähr symmetrisch um die Triebe verteilt sind, erhält man eine Kurve (Abb. 27), die kaum ihr Maximum in direktem Sonnenlicht erreicht. Dieses abweichende Ver-

[1]) Stålfelt, M. G., Medd. från Statens Skogsforsøgsanstalt. Stockholm 1924, S. 181.

hältnis erklärt sich, wie STÅLFELT hervorhebt, dadurch, daß wegen der gegenseitigen Beschattung der Nadeln die für die maximale Assimilation notwendige Lichtstärke erst in vollem Tageslicht erreicht wird. Ich möchte hinzufügen, daß die schräge Stellung der Blätter in derselben Richtung wirken wird.

Direkte Messungen über die Assimilationsintensität in Pflanzenassoziationen sind von dem Verfasser und D. MÜLLER angestellt worden. Das Ergebnis dieser Untersuchungen, die noch nicht anderswo veröffentlicht sind, soll hier mitgeteilt werden.

Es wäre natürlich sehr erwünscht gewesen, diese Untersuchungen mit natürlichen Pflanzenassoziationen durchzuführen. Das war aber aus praktischen Gründen nicht möglich. Wir mußten uns damit begnügen, die CO_2-Assimilation in künstlich hergestellten Assoziationen zu messen, nämlich in jungen, dichten Kulturen von Sinapis und Avena.

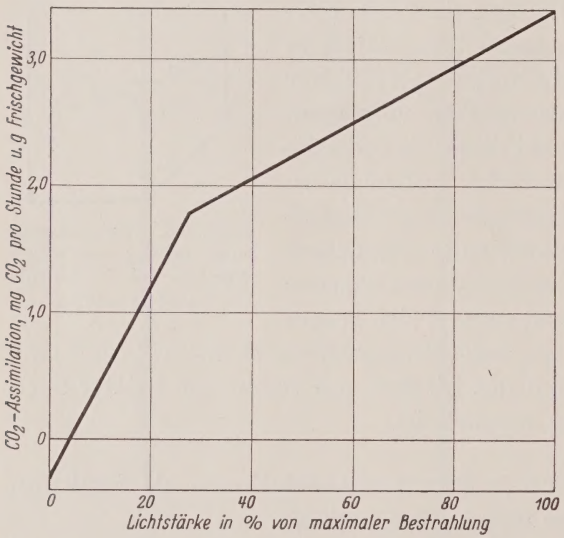

Abb. 27. Lichtassimilationskurve für einjährige Kiefernadeln nach STÅLFELT.

Die Pflanzen wurden in großen Kristallisierschalen (Diameter 22 cm) in Sandkultur in gewöhnlicher Weise kultiviert. Die Pflanzendichte war ziemlich groß, in jeder Schale wurden 200—300 Avenakörner oder 350 Sinapissamen in regelmäßigen Abständen angebracht. Um eine gleichmäßige Keimung zu erhalten, muß der Sandboden sehr locker sein. Nachdem die Pflanzen eine Höhe von etwa 15 cm erreicht hatten, wurden die Kulturen zu den Versuchen benutzt; die Blattoberfläche war dann 3—6mal so groß als die der Schale, und es fand daher eine ziemlich starke gegenseitige Beschattung der Blätter statt.

Wenn man Assimilationsversuche bei der Kohlensäurespannung der Atmosphäre mit einer Blattoberfläche von 1000 bis 2000 cm^2 ausführen will, ist es notwendig, eine Luftstromgeschwindig-

keit von mehreren Hundert Liter pro Stunde zu benutzen. Die für die Versuche benutzte Apparatur ist in Abb. 28 dargestellt.

Das Saugen wird mit einem Gasometer bewerkstelligt. Die Achse des Gasometers ist durch Zahnräder mit einer Trommel, die durch ein Gewicht gedreht werden kann, verbunden. Wenn der Gasometer in Bewegung gesetzt wird, wird ein Luftstrom durch den ganzen Apparat gesogen, und gleichzeitig wird die Luftmenge an dem Zählapparat des Gasometers gemessen, Der Luftstrom passiert zuerst den Pflanzenrezipienten, eine umgekehrte Glasglocke, die oben mit einer Glasplatte, die doch nicht luftdicht schließen darf, bedeckt ist; in dieser wird die Schale mit den Versuchspflanzen angebracht. Die Regulierung der Luftstromgeschwindigkeit geschieht entweder durch Änderung des Gewichtes, das den Gasometer bewegt, oder durch Einschiebung von Gummischläuchen mit verschiedenen lichten Öffnungen zwischen dem Rezipienten und dem Gasometer.

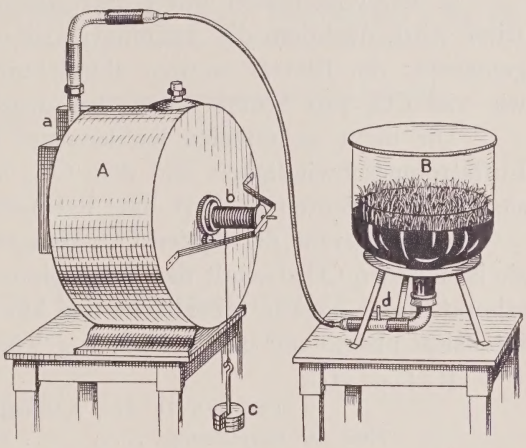

Abb. 28. Apparat zur Bestimmung der CO_2-Assimilation in Pflanzenassoziationen.

Die Luftstromgeschwindigkeit ist so groß, daß es unmöglich ist, die gesamte Kohlensäure in der durchgesogenen Luft zu absorbieren. Darum bestimmt man nur den Kohlensäuregehalt in 2 l Luft, indem der Seitentubus (Abb. 28 *d*) mit dem S. 9 beschriebenen Assimilationsapparat verbunden wird.

Die Temperatur zu regulieren, ist nicht möglich. Bei kleinen Temperaturvariationen spielt das jedoch keine große Rolle, weil, wie oben bemerkt, die Assimilation ziemlich wenig temperaturempfindlich ist, größere Temperaturschwankungen muß man vermeiden, z. B. lassen sich Versuche in direktem Sonnenlicht nicht ausführen. Durch Deckung des Pflanzenrezipienten mit transparentem Papier kann die Beleuchtungsstärke gestaffelt werden.

Die Assimilationsintensität wird als Differenz der zugeführten und der von den Pflanzen nicht assimilierten Kohlensäure berechnet.

Die zugeführte Kohlensäuremenge setzt sich aus zwei Teilen zusammen:

1. Die mit dem Luftstrom zugeführte Kohlensäure der atmosphärischen Luft. Diese läßt sich bestimmen, wenn man die Luftstromgeschwindigkeit (in Liter pro Stunde) und den CO_2-Gehalt pro Liter kennt. Die Luftstromgeschwindigkeit wird, wie oben gesagt, am Zählapparat des Gasometers abgelesen, doch muß hierzu die Luftmenge addiert werden, die für die CO_2-Bestimmungen während des Versuchs durch den Seitentubus genommen wird. Der CO_2-Gehalt der atmosphärischen Luft wird vor dem Versuch mit dem Assimilationsapparat, wie oben (S. 13) beschrieben, gemessen.

2. Die vom Boden und Wurzelsystem abgegebene CO_2-Menge. Diese wird, nachdem die Assimilationsbestimmungen beendet sind, gemessen; die Blätter werden abgeschnitten und man bestimmt, wie viel CO_2 pro Stunde abgegeben wird.

Die nicht assimilierte Kohlensäure läßt sich wieder aus der Luftstromgeschwindigkeit und dem CO_2-Gehalt der Luft, nachdem sie den Rezipienten passiert hat, bestimmen.

Die Differenz der beiden CO_2-Mengen ist die assimilierte CO_2, sie ist auf den CO_2-Gehalt der Atmosphäre zu korrigieren. Man bestimmt ferner die Blattoberfläche und kann dann die Assimilationsintensität pro 50 cm^2 und Stunde in gewöhnlicher Weise berechnen.

Beispiel:

CO_2-Gehalt der Atmosphäre.

Titer der Barytlösung 23,08
nach Durchsaugung von 2 l Luft .. 18,62 } Diff. 4,46

CO_2-Gehalt, mg pro Liter $\frac{4{,}46 \cdot 1{,}2 \cdot 0{,}2}{2} = 0{,}54$.

CO_2-Produktion des Bodens und der nicht assimilierenden Pflanzenteile (nach den Assimilationsversuchen bestimmt).

Luftstromgeschwindigkeit Liter pro Stunde, auf dem Gasometer abgelesen 156
Saugung mit dem CO_2-Bestimmungsapparat..... 12
168

Titer der Barytlösung, nachdem 2 l der Luft, die den Rezipienten passiert hat, durchgesogen sind: 17,95.

CO_2-Produktion:

$$\frac{(18{,}62 - 17{,}95) \cdot 1{,}2 : 0{,}2 \cdot 168}{2} = 13{,}5 \text{ mg pro Stunde.}$$

Assimilationsversuch.

Beleuchtungsstärke 16000 „Lux", Tp. 18°
Luftstromgeschwindigkeit 507
12
519 l pro Stunde.

Zugeführte CO_2-Menge $= 0{,}54 \cdot 519 + 13{,}5 = 280 + 13{,}5 = 293{,}5$.

Titer der Barytlösung, nachdem 2 l der Luft, die den Rezipienten passiert hat, durchgesogen sind: 19,66.

Die nicht assimilierte CO_2-Menge $\frac{3{,}42 \cdot 1{,}2 \cdot 0{,}2 \cdot 519}{2} = 213$ mg

Assimilierte CO_2-Menge 80,5 mg pro Stunde, auf die CO_2-Spannung der Atmosphäre korrigiert: $\frac{80{,}5 \cdot 280}{253^1)} = 89$ mg CO_2.

Blattoberfläche 1180 cm².

Apparente CO_2-Assimilation pro 50 cm² und Stunde 3,8 mg CO_2.

Die Versuche mit Sinapis sind in Abb. 29 dargestellt. Die Kurve (*a*) ist die Assimilationskurve für Sinapisblätter in horizontaler Lage. Die Kardinalwerte der Kurve sind: Respiration 0,87 mg

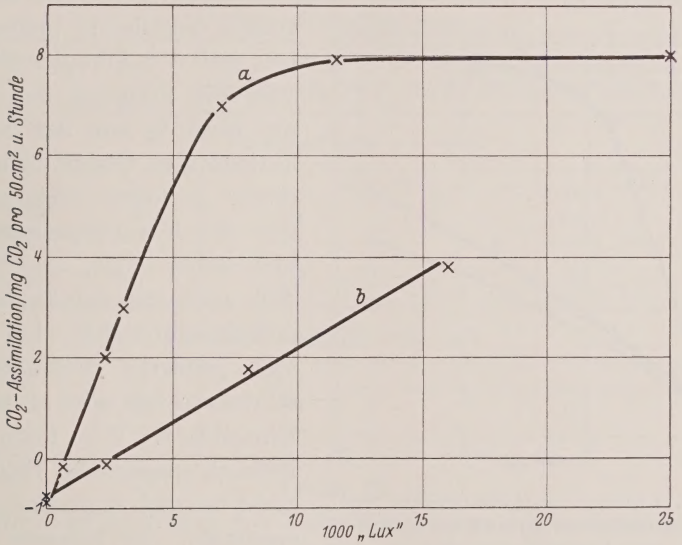

Abb. 29. Lichtassimilationskurve für horizontale Sinapisblätter (*a*) und für eine Kultur von Sinapispflanzen (*b*).

CO_2, Steigung 1,0, Kompensationspunkt 900 „Lux", maximale Assimilation (die bei etwa 12000 „Lux" erreicht wird) 8,0, maximale Assimilation: Respiration 9,2. Die Konstanten entsprechen somit denen der typischen Lichtblätter.

Die Versuche mit der Sinapiskultur finden sich in der Kurve *b*. Die Blattfläche betrug 1180 cm², 3,4mal so groß wie die der Schale, die Assimilationsintensität ist aber wie gewöhnlich pro 50 cm² Blattfläche berechnet, so daß man direkt die beiden Kurven miteinander vergleichen kann.

[1]) Durchschnitt von 293,5 und 213.

Tabelle 10.

Assimilationsversuch mit einer Kultur von Sinapis.
(Die in der Tabelle angeführten Assimilationsintensitäten sind je Durchschnittswerte von ca. 3 Bestimmungen.)

Beleuchtungsstärke „Lux"	Tp.	Luftstromgeschwindigkeit	Apparente Assimilation, mg CO_2 pro 50 cm^2 und Stunde
0	15	156	÷ 0,68
2400	15	180	÷ 0,1
7800	14	180	1,8
16000	18	519	3,8

Die Kardinalwerte der Assimilationskurve für die Sinapiskultur sind die folgenden: Respiration 0,68 mg, Steigung 0,27, Kompensationspunkt 2500 „Lux". Die Respirationsintensität ist also ungefähr dieselbe in beiden Fällen, bei der Sinapiskultur ist aber die Steigung der Kurve nur etwa ¼ von der bei dem horizontalen Blatte. Die Folge dieser geringen Steigung ist, daß der Kompensationspunkt viel höher liegt, und ferner, daß auch die maximale Assimilationsintensität bei einer viel größeren Beleuchtungsstärke erreicht wird als bei dem Einzelblatt. Wie hoch diese Beleuchtungsstärke liegt, war nicht möglich experimentell zu ermitteln. Bei höheren Lichtintensitäten steigt nämlich die Temperatur im Pflanzenrezipienten so stark, daß die Pflanzen geschädigt werden. Es geht aber aus der Kurve hervor, daß die Sinapiskultur erst bei 16000 „Lux" etwa die Hälfte der maximalen Assimilationsintensität der horizontalen Sinapisblätter erreicht, und man wird daher vermuten können, daß im ersten Fall die maximale Assimilationsintensität erst bei 30000—50000 „Lux" erreicht wird.

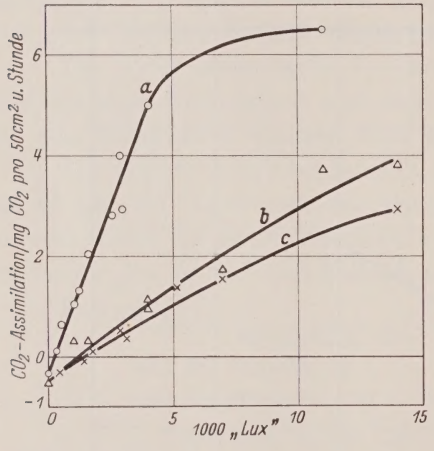

Abb. 30. Lichtassimilationskurve für horizontale Avenablätter (*a*) und für Kulturen von Avenapflanzen (*b*).

Bei Avena findet man entsprechende Verhältnisse (Abb. 30). Die Assimilationskurve der horizontalen Blätter ist in Abb. 30 *a* dargestellt. Die Kardinalwerte sind die folgenden: Respiration 0,37 mg CO_2, Steigung 1,5, Kompensationspunkt 300 Lux, maximale Assimilationsintensität (die bei etwa 10000—11000 „Lux" erreicht

wird) 6,5 mg CO_2, maximale Assimilation: Respiration 17,5. Die Kurve unterscheidet sich in mehreren Beziehungen von der entsprechenden Kurve bei Sinapis und anderen Lichtblättern, indem der Kompensationspunkt sehr niedrig liegt und namentlich weil der Quotient maximaler Assimilation: Respiration außergewöhnlich hoch ist. Von den beiden übrigen Kurven in Abb. 30 gilt *b* für zwei Kulturen mit Blattflächen von 992 resp. 1080 cm² und *c* für eine Kultur mit einer Blattfläche von 2260 cm², die letztere dürfte wohl am besten den Verhältnissen in der Natur entsprechen.

Tabelle 11.

Assimilationsversuch mit Avenakulturen.

Die Tabelle enthält die Ergebnisse zweier Versuchsreihen, die in dem Kurvenbild Abb. 30 *b* vereinigt sind.

Beleuchtungsstärke „Lux"	Tp.	Luftstromgeschwindigkeit	Apparente Assimilation, mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde
1. Blattoberfläche 992 cm².			
0	20	—	÷ 0,54
860	21,5	44	0,29
3800	21	174	1,00
3800	20	175	1,08
14000	21	498	3,8
2. Blattoberfläche 1080 cm².			
1600	18	178	0,3
6800	18	178	1,7
11000	16,5	426	3,8

Tabelle 12.

Assimilationsversuch mit einer Kultur von Avena (Abb. 30 *c*). Blattoberfläche 2260 cm².

Beleuchtungsstärke „Lux"	Tp.	Luftstromgeschwindigkeit	Apparente Assimilation, mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde
0	—	—	÷ 0,29
460	—	127	÷ 0,38
1340	17	162	÷ 0,15
1870	21	252	0,22
2700	—	252	0,5
3040	17	132	0,39
5010	15,5	462	1,46
6700	21	252	1,5
14200	20	412	2,9

Die Kardinalwerte der Kurve *c* sind die folgenden: Respiration etwa 0,4 mg CO_2, Kompensationspunkt 1400 „Lux" und Steigung

0,26. Ganz wie bei Sinapis ist somit die Steigung bei der Kultur viel geringer als bei den horizontalen Blättern. Die Hälfte der maximalen Assimilation wird bei der Kultur erst bei einer Lichtstärke von 16000—17000 „Lux" erreicht. Aus denselben Ursachen wie bei Sinapis darf man vermuten, daß die volle Assimilationsintensität erst bei einer Lichtstärke von über 40000 „Lux" erreicht wird.

Aus der Tatsache, daß horizontale Blätter die maximale Assimilationsintensität schon bei einer Lichtstärke, die $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{4}$ des vollen Tageslichtes beträgt, erreichen, darf man somit nicht schließen, daß der Lichtfaktor in der Natur in Überschuß vorhanden ist. Dank der Anordnung der Blätter in einem Assimilationssystem, in dem die einzelnen Blätter nur einen Bruchteil des vollen Tageslichtes genießen, vermögen wohl die natürlichen Pflanzenassoziationen, die oft weit vollkommener gebaut sind als die künstlichen, die in den oben erwähnten Versuchen verwendet wurden, das freie Tageslicht ziemlich vollkommen auszunutzen.

Durch die angeführten Überlegungen und Versuche ist eine Klärung der Assimilationsverhältnisse in Pflanzenassoziationen angestrebt worden. Eine direkte Messung der Bruttoproduktion in denselben wird doch in den meisten Fällen kaum möglich sein, weil die Blätter sich in sehr verschiedenen Lichtstärken befinden. Dagegen kann die Bruttoproduktion, wie im folgenden gezeigt werden soll, in indirekter Weise gemessen werden, nämlich durch Addition der Betriebskosten und der Nettoproduktion.

3. Analyse der Stoffproduktion bei älteren Einzelpflanzen und in Pflanzenassoziationen.

a) Die Stoffproduktion im Walde.

α) Das Lichtgenußminimum der älteren Baumpflanzen. (Das Verhalten der Waldbäume zu Licht und Schatten.)

Bevor wir zur Analyse der Stoffproduktion in Pflanzenassoziationen schreiten, soll erst das Verhalten der älteren Waldbäume zu Licht und Schatten untersucht werden. Auch diese besitzen wie die Pflanzenassoziationen ein Assimilationssystem, so daß die Blätter sehr verschiedene Lichtmengen genießen, und sie unterscheiden sich deswegen in ihrem Verhältnisse zum Licht grundsätzlich von den jungen Baumpflanzen, die oben S. 42 besprochen wurden. Während bei diesen die Lage des Kompensationspunktes maßgebend ist für ihre Fähigkeit, den Schatten zu ertragen, sind die Verhältnisse bei den älteren Waldbäumen viel komplizierter. Das Licht-

bedürfnis wird hier von vielen verschiedenen Faktoren bedingt, auf die man hinweisen kann, während es nicht möglich ist, sie quantitativ zu analysieren.

Im Jahre 1852 veröffentlichte GUSTAV HEYER seine „Untersuchungen über das Verhalten der Waldbäume zu Licht und Schatten". Er zeigte, daß man die Holzarten nach ihrer Fähigkeit, den Schatten zu ertragen, einteilen kann, und zwar in folgender Reihe

Fichte, Weißtanne
Buche, Schwarzkiefer
Linde, Wallnuß, edle Kastanie, Hainbuche
Eiche
Esche
Ahorn, Obstbaum, Erle, Ruchbirke
Weymouthskiefer
Rüster
Weißbirke, Aspe
Lärche

HEYER hat sehr eingehend dargestellt, daß eine genaue Kenntnis dieser Verhältnisse von großer Bedeutung für Durchforstung, Verjüngung und andere Fragen des Waldbaues ist.

Einige Jahre später, aber ohne HEYERS Arbeit zu kennen, hat der dänische Botaniker VAUPELL[1]) sich mit derselben Frage beschäftigt. In ähnlicher Weise wie HEYER versuchte er die Bäume nach ihrem Lichtbedürfnis zu ordnen. Die von ihm aufgestellte Reihenfolge sei auch hier wiedergegeben, weil sie den Verhältnissen in Dänemark besser gerecht wird als die von HEYER.

1. Klasse: Fichte, Buche, Linde, Hainbuche;
2. Klasse: Ahorn, Ulme, Esche, Erle, Eiche;
3. Klasse: Birke, Kiefer, Aspe, Lärche.

Sehr anschaulich hat VAUPELL ferner dargestellt, wie man in der Natur beobachten kann, daß junge Buchen, die als Einmischung in Birken- oder Eichenwäldern vorkommen, emporwachsen, so daß diese Holzarten durch die Beschattung der Buche allmählich getötet und verdrängt werden.

Es fragt sich nun, welche Kriterien man benutzen soll, wenn man die Holzarten nach ihrer Fähigkeit, den Schatten zu ertragen, einordnen will. HEYER hat drei solche Kriterien aufgestellt:

1. Der dichtere oder lichtere Baumschlag, indem die schattenertragenden Bäume im allgemeinen auch mehr Schatten geben als die lichtbedürftigen.

[1]) VAUPELL, CHR., Bøgens Indvandring i de danske Skove. Kopenhagen 1857. VAUPELL, CHR., De danske Skove. Kopenhagen 1863.

2. Die Fähigkeit unterdrückter Stämme und Äste, sich längere Zeit in lebendem Zustand zu erhalten; diese ist natürlich am größten bei schattenertragenden Holzarten.

3. Das Vermögen junger Pflanzen im Schatten von älteren Bäumen zu gedeihen.

Von diesen Kriterien ist der letzte von geringerem Wert; es besteht, wie später gezeigt werden soll, ein wesentlicher Unterschied zwischen jüngeren und älteren Bäumen mit Rücksicht auf ihre Fähigkeit, den Schatten zu ertragen. Auch das erste Kriterium ist nicht allein ausschlaggebend; die Fähigkeit, Schatten zu geben und Schatten zu ertragen, geht nämlich nicht immer ganz parallel. Das zweite Kriterium aber ist das, worauf es eigentlich ankommt.

Wenn man aber versucht, dieses Kriterium zu benutzen, stößt man bald auf Schwierigkeiten. Zwar ist es leicht zu beobachten, daß z. B. Buche weit mehr Schatten ertragen kann als Birke und Eiche. Bedeutend schwieriger ist es aber, wenn man Holzarten, deren Lichtbedürfnis ungefähr gleich ist, klassifizieren will.

Hierzu kommt ferner das folgende:

1. Die Fähigkeit den Schatten zu ertragen ändert sich, wie später gezeigt werden soll, sehr stark mit dem Alter der Bäume.

2. Ferner wird sie durch die frühere Lebensweise der Bäume sehr stark beeinflußt. Ein Baum, der unter schlechten Lichtverhältnissen gewachsen ist, erträgt viel mehr Schatten als ein Baum, der bei gutem Lichte gewachsen ist und plötzlich beschattet wird.

3. Auch edaphische Faktoren und das Klima beeinflussen das Vermögen der Holzarten, Schatten zu ertragen, stark, indem dieses offenbar am größten ist, wenn die übrigen Faktoren optimal sind. Weil nun die verschiedenen Holzarten ganz verschiedene Ansprüche an die Umwelt stellen, leuchtet ein, daß es ganz unmöglich ist, die Holzarten in eine allgemein gültige Reihe einzuordnen. Zum Beispiel wird Eiche von Buche verdrängt, aber nur wenn die Bodenverhältnisse der Buche zusagen. Bei großer Bodenfeuchtigkeit vermag die Eiche den Standort zu behaupten.

Meiner Meinung nach kann man daher höchstens die Bäume nach ihrem Lichtbedürfnis in zwei bis drei Gruppen einordnen, so daß die Bäume innerhalb der verschiedenen Gruppen ungefähr dasselbe Lichtbedürfnis haben. Die folgende Einteilung entspricht nach meinen Erfahrungen am besten den Verhältnissen in Dänemark.

	schattenertragend		wenig Schatten ertragend
Nadelbäume	Tanne Fichte		Kiefer Lärche
Laubbäume	Buche	Ulme Ahorn Esche	Erle Eiche Birke

Es soll nun untersucht werden, durch welche Faktoren das schattenertragende Vermögen der älteren Holzpflanzen bedingt ist.

Erst besprechen wir den Einfluß des Alters der Bäume auf deren Fähigkeit, den Schatten zu ertragen. Es läßt sich leicht zeigen, daß diese mit dem Alter stark abnimmt. Wie oben hervorgehoben, vermögen junge Buchenpflanzen bei einer Lichtstärke von 0,25% zu vegetieren, aber erst bei einer Lichtstärke von 6 bis 10%, wie sie in einem Eichenwald vorkommt, sind sie imstande, sich zu Bäumen zu entwickeln, die die Eichen unterdrücken können.

Das steigende Lichtbedürfnis der Holzarten wird durch die folgenden zwei Ursachen bedingt.

1. Eine junge Eschenpflanze, deren Blätter sich nicht gegenseitig decken, kann, wie oben erwähnt, gerade noch in einer Lichtstärke von 0,5% vegetieren. Wird nun eine ältere Eschenpflanze mit einem Blattareal, das so groß ist, daß die Blätter sich teilweise gegenseitig decken, in dieselbe Lichtstärke hineingepflanzt, so werden die meisten Blätter nur einen Bruchteil des Lichtes, das die Blätter der jungen Eschenpflanze genießen, empfangen, und die Pflanze wird daher zugrunde gehen müssen. Mit der Ausbildung eines Assimilationssystems sinkt also das Vermögen der Pflanzen, Schatten zu ertragen.

2. Ferner ist es auch von Bedeutung, daß das Stammgewicht im Verhältnis zum Blattareal bei den älteren Holzpflanzen im allgemeinen größer ist als bei den jüngeren. Ein relativ größerer Teil von der Bruttoproduktion wird daher durch Atmung der Achsenorgane verloren gehen, weshalb der Lichtbedarf bei den älteren Holzpflanzen größer sein muß als bei den jungen.

Das Vermögen, den Schatten zu ertragen, wird somit mit dem Alter vermindert, aber nicht bei allen Holzarten in dem gleichen Verhältnis. Der Unterschied zwischen den einzelnen Holzarten mit Rücksicht auf den Lichtbedarf ist bei den älteren Bäumen viel größer

als bei den ganz jungen Holzpflanzen. Der minimale Lichtbedarf beträgt bei der jungen Buche etwa 0,25%, und bei der jungen Birke etwa 0,8%, der absolute Unterschied ist somit nur etwa 0,5. Bei der alten Buche ist dagegen der Lichtbedarf etwa 6 bis 10% (wie in einem Eichenwald, in dem die Buche sich zum Baum entwickeln kann) und bei der alten Birke mindestens 20% (diese Lichtstärke findet sich in einem geschlossenen Birkenwald und ist daher nicht genügend groß für die Entwicklung eines Birkenbaumes).

Eine bildliche Darstellung des Lichtbedarfs der drei Holzarten Buche, Esche und Birke in der Jugend und im höheren Alter findet sich in Abb. 31. Die horizontale Linie stellt die prozentuale Lichtstärke dar, und auf derselben sind die Holzarten nach ihrem Lichtbedarf geordnet. Doch sei hervorgehoben, daß nur eine bildliche Darstellung des relativen Lichtbedarfs beabsichtigt ist, weshalb es nicht erlaubt ist, aus der Abbildung absolute Werte herauszulesen.

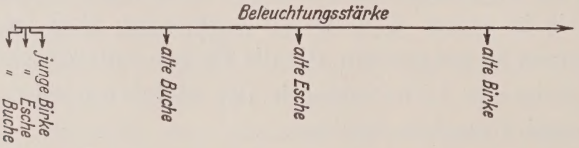

Abb. 31. Schematische Darstellung des Lichtbedarfs bei jüngeren und älteren Holzpflanzen.

Wir untersuchen demnächst, von welchen morphologischen und physiologischen Ursachen der verschiedene Lichtbedarf bei den älteren Bäumen bedingt ist. Man konnte vermuten, daß ebenso wie bei den jungen Pflanzen die Assimilationskurve der Schattenblätter für das Vermögen, Schatten zu ertragen, entscheidend wäre. Wenn auch dieser Faktor nicht ganz ohne Bedeutung ist, so kann er jedenfalls nicht ausschlaggebend sein. Der Unterschied zwischen den Schattenblättern mit Rücksicht auf ihr Vermögen, das schwache Licht auszunutzen, ist nur klein, und es kann bei den Bäumen keine große Rolle spielen, ob die Schattenblätter wie bei der Buche 0,25% oder bei der Birke etwa 0,8% des freien Tageslichtes ausnutzen können.

Weit wichtiger ist der Bau des Assimilationssystems. Das Assimilationssystem der Buche wurde oben (S. 56) beschrieben, und es wurde hervorgehoben, daß es sehr günstig gebaut ist, indem etwa 99% des einfallenden Lichtes von der Buchenkrone durch die Anordnung der Blätter sehr vorteilhaft ausgenutzt wird.

Die Birke dagegen verhält sich ganz anders. Die Blattstellung ist wechselständig; die Seitentriebe wachsen in allen Richtungen

aus, und die Blätter sind weit weniger regelmäßig geordnet. Kurztriebe finden sich bei der Birke ebenso wie bei der Buche; während diese aber bei der letzteren viele Jahre leben können und tief in die Krone hineingehen, sterben sie bei der Birke recht schnell ab. Die Blätter der Birke finden sich daher fast ausschließlich an der Oberfläche der Baumkrone. Der Baumschlag ist daher viel lichter als bei der Buche; es wird in einem Birkenwald nur etwa 80% des freien Tageslichtes absorbiert.

Denkt man sich nun eine Buche und eine Birke mit demselben Kronendiameter in den Schatten hineingepflanzt, so ist es einleuchtend, daß der Baum, der den größten Prozentsatz des Lichtes absorbieren und verwerten kann, auch den Schatten am besten vertragen kann. Meiner Meinung nach ist somit der mehr oder minder lichte Baumschlag der wichtigste von den Faktoren, die für den Lichtbedarf der Bäume entscheidend sind, und im großen Ganzen stimmt daher auch das Vermögen der Bäume, Schatten zu geben und Schatten zu ertragen, überein.

Aber auch andere Faktoren sind von Bedeutung. Wichtig ist die Anordnung der Blätter im Assimilationssystem, ob sie sich mosaikartig zu assimilierenden Flächen zusammensetzen, oder ob sie mehr oder weniger unregelmäßig angebracht sind, so daß sie sich teilweise gegenseitig decken, wodurch das Licht in unvollkommener Weise ausgenützt wird.

Ferner ist auch die Mächtigkeit der Achsenorgane im Verhältnis zum Blattareal und die Respirationsintensität der Achsenorgane von nicht zu unterschätzender Bedeutung.

β) Die Stoffproduktion in Beständen von Holzpflanzen.

1. Methodik.

Als Grundlage für die Analyse der Stoffproduktion in Wäldern benutzen wir die schon oft zitierte Gleichung:

Zuwachs = Assimilierte Trockensubstanz ÷ Blattverlust ÷ Astverlust ÷ Substanzverlust durch Respiration, alles in Trockensubstanz ausgedrückt.

Wie schon oben bemerkt, kann die assimilierte Trockensubstanz nicht direkt ermittelt werden, indirekt aber durch Addition des Zuwachses und der Betriebskosten.

Als Beispiel für die Ausführung einer solchen Analyse erwähnen wir eine Untersuchung über die Stoffproduktion in einem

12jährigen Eschenbestand, in Lille Bøgeskov, Sorö 2. Revier, Dänemark[1]). Der Bestand war vor dem Versuch nicht durchforstet.

In dem Bestand wurde eine Probefläche (Größe 104 m^2) angelegt und die Bäume der Probefläche wurden in 3 Klassen eingeteilt: Kl. 1: herrschende Bäume, Kl. II: mitherrschende Bäume, Kl. III: beschattete Bäume. Die Größen, die bei dem Versuche bestimmt wurden, waren die folgenden: a) die Bruttoproduktion (d. h. die assimilierte Trockensubstanz), durch Summieren der Größen b, d, e und f bestimmt; b) der Zuwachs an Holztrockensubstanz; c) die Blattoberfläche. Ferner der Verlust an Trockensubstanz d) durch Laubfall, e) durch Atmung in Stämmen und Ästen und f) durch Abwurf von Ästen, alles pro Jahr und ha. Der Zuwachs und der Atmungsverlust im Wurzelsystem konnten leider nicht berücksichtigt werden, ebensowenig wie der Trockensubstanzverlust durch Absterben von Wurzelteilen.

Mit einer Zwischenzeit von 2 Jahren (im Frühjahr 1923 und 1925) wurde die Masse der drei verschiedenen Baumklassen in m^3 pro ha von dem forstlichen Versuchswesen in Dänemark festgestellt (Tabelle 13, *1* und *2*)[2]). Hieraus berechnet sich die durchschnittliche Masse in 1923/25 (Tabelle 13, *3*), und wenn man ferner den Trockensubstanzgehalt von 1 m^3 Holz bestimmt (Tabelle 13, *4*), läßt sich die durchschnittliche Menge Holztrockensubstanz der drei Baumklassen pro ha berechnen (Tabelle 13, *5*).

Aus den Messungen des forstlichen Versuchswesens erhält man unmittelbar den Zuwachs pro Jahr und ha, teils in m^3 (Tabelle 13, *6*), teils in Trockensubstanz (Tabelle 13, *7*). Ferner konnte der Diameter des Durchschnittsbaumes der verschiedenen Baumklassen berechnet werden, und es war daher, auf der Basis dieser Messungen, möglich, Probestämme für die folgenden Untersuchungen herauszunehmen. Für jede Messung wurden drei Probestämme, eine für jede Baumklasse, benutzt. Im ganzen wurden etwa 24 Probebäume zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht. Die Probestämme wurden den die Probeflächen umgebenden Rändern entnommen.

Die Untersuchung der Probebäume geschah in folgender Weise:

---

[1]) Boysen-Jensen, P., und Müller, D., Det forstlige Forsøgsvæsen. Kopenhagen IX, 221, 1927.

[2]) Man erhält die Masse durch Multiplikation von Stammgrundfläche, Höhe und Formzahl der verschiedenen Baumklassen.

Tabelle 13.

Analyse der Stoffproduktion in einem nicht durchforsteten Eschenbestand, Revier Sorö II, Alter 12 Jahre.

	Kl. I	Kl. II	Kl. III	Kl. I—III
1. Masse pro ha, m^3, F. 1923	23,7	17,4	13,1	54,2
2. Masse pro ha, m^3, F. 1925	35,3	23,2	13,4	71,9
3. Masse pro ha, m^3, Durchschnitt 1923/25	29,5	20,3	13,25	63,1
4. 1 m^3 t Trockensubstanz	0,455	0,476	0,466	
5. Trockensubstanz pro ha, t, Durchschnitt 1923/25.....	13,4	9,7	6,2	29,3
6. Zuwachs pro Jahr pro ha, m^3 (*2*—*1*) : 2	5,8	2,9	0,15	8,85
7. Zuwachs pro Jahr pro ha, Trockensubstanz, t (*4* · *6*)	2,64	1,38	0,07	4,09
8. Pro t Holztrockensubstanz m^2 Blätter	2070	1760	1430	
9. Blattfläche, m^2 pro ha (*5* · *8*) ..	27738	17072	8866	53676
10. Pro t Holztrockensubstanz t Blatttrockensubstanz	0,126	0,080	0,040	
11. Trockensubstanzverlust durch Laubfall pro ha, t (*5* · *10*)	1,69	0,78	0,25	2,72
12. Pro t Holztrockensubstanz t Trockensubstanzverlust durch Respiration.....	0,127	0,103	0,064	—
13. Trockensubstanzverlust durch Respiration pro ha, t (*5* · *12*) ...	1,70	1,00	0,40	3,10
14. Pro t Holztrockensubstanz Astverlust, t	0,024	0,018	0,013	
15. Trockensubstanzverlust durch Abwurf von Ästen, t (*5* · *14*) ..	0,32	0,17	0,08	0,57
16. Bruttoproduktion, t Trockensubstanz (*7* + *11* + *13* + *15*) ...	6,35	3,33	0,80	10,48

Nachdem die Dimensionen Höhe, Diameter, Schafthöhe, Kronendiameter usw. bestimmt waren, wurde die gesamte Blattfläche gemessen. Es wurde eine Durchschnittsprobe (von Blättern von verschiedener Höhe der Krone) abgenommen und gewogen und deren Oberfläche in gewöhnlicher Weise bestimmt (indem die Blätter auf Papier, dessen Areal im Verhältnis zum Gewicht bestimmt ist, gezeichnet und die herausgeschnittenen Papierblätter gewogen wurden). Wenn man dann das Gewicht der gesamten Blattmenge kennt, läßt sich die Blattoberfläche des Baumes leicht bestimmen; die Blattfläche wurde pro t Holztrockensubstanz des Baumes berechnet (Tabelle 13, *8*) und diese Zahlen wurden für die Bestimmung der gesamten Blattfläche der betreffenden Baumklasse pro ha verwendet (Tabelle 13, *9*). Ferner wurde die Blatttrockensubstanz pro Holztrockensubstanz bestimmt (Tabelle 13, *10*) und daraus der Verlust an Trockensubstanz durch Laubfall pro ha berechnet (Tabelle 13, *11*).

Die Größe des Verlustes an Trockensubstanz durch die Respiration wurde in der Weise bestimmt, daß fünfmal des Jahres (in der Mitte der Monate März, Mai, Juli, August und Oktober) Probebäume innerhalb der drei Baumklassen herausgenommen wurden. Diese wurden in großen, luftdichten mit Wasserverschluß versehenen Rezipienten angebracht[1]). Wenn nun die Zusammensetzung der Luft in dem Rezipienten beim Anfang und Abschluß der Versuche analysiert wird, kann man berechnen, wieviel Kohlensäure der Versuchsbaum während des Versuches abgegeben hat, und ferner, wieviel Trockensubstanz durch die Atmung während eines Monats bei der Versuchstemperatur verloren geht; dieser monatliche Verlust kann dann in Prozenten des Trockensubstanzgehaltes des Baumes berechnet werden. Werden nun derartige Versuche fünfmal des Jahres wiederholt, jedesmal bei der Durchschnittstemperatur des betreffenden Monats[2]), dann kann man Kurven konstruieren, die den Verlauf des Trockensubstanzverlustes durch die Atmung während eines Jahres bei der Außentemperatur darstellen. Solche Kurven sind in Abb. 32 wiedergegeben, und man kann aus diesen Kurven leicht den jährlichen Verlust an Trockensubstanz durch die

---

[1]) Bevor die Bäume in die Rezipienten angebracht wurden, wurden sie in Stücken von 1—1,3 m zerlegt und die Schnittflächen wurden mit Kakaobutter überzogen. Die Analysen wurden im Sommer in wenigen Stunden durchgeführt. Wegen der geringen Verletzung und der kurzen Versuchsdauer ist der Wundreiz ganz ohne Belang für die Ergebnisse der Untersuchungen.

[2]) Weil man die Temperatur des Rezipienten nicht regulieren kann, ist es nicht immer möglich, die Versuche bei der Durchschnittstemperatur des betreffenden Monats auszuführen. Man muß daher die gefundenen Respirationsintensitäten für die Temperaturabweichung korrigieren können, was in folgender Weise geschehen kann.

Bei Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Respirationsintensität von Erbsensamen hat Kuijper (Rec. d. trav. bot. Néerlandais VII, 1, 1910) folgende Zahlen gefunden (diese bedeuten mg CO_2 pro 100 g Erbsen pro Stunde; die Zahlen sind graphisch ausgeglichen):

Temp.	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Respir. intens.	11,5	13	14,5	16,1	17,7	19,4	21,4	23,6	25,8	28	30,3	32,7	35,3	38

Nimmt man nun an, daß der Einfluß der Temperatur auf die Respirationsintensität auch bei anderen Pflanzen ungefähr derselbe ist, kann man, wenn man z. B. für 20° eine Respirationsintensität von 0,16 mg CO_2 gefunden hat, diese auf 18° korrigieren durch Berechnung der Größe $\frac{0{,}16 \cdot 25{,}8}{30{,}3} = 0{,}14$ mg. Sind die Temperaturabweichungen nur klein, so dürfte diese Korrektionsmethode vollkommen genügen.

Atmung pro t Trockensubstanz innerhalb der verschiedenen Baumklassen (Tabelle 13, *12*) und daraus wieder den Trockensubstanzverlust pro ha (Tabelle 13, *13*) berechnen.

Bei der Bestimmung des Trockensubstanzverlustes durch Abwurf von Ästen sind wir von der Annahme ausgegangen, daß die Anzahl der asttragenden Jahrestriebe an dem Hauptstamme konstant ist, so daß jedes Jahr die Äste eines Jahrestriebes abgeworfen werden. Es ist daher die Größe der Trockensubstanz der Äste an dem untersten asttragenden Jahrestrieb als Maß des Trockensubstanzverlustes durch Abwurf von Ästen angesetzt worden. Diese Größe

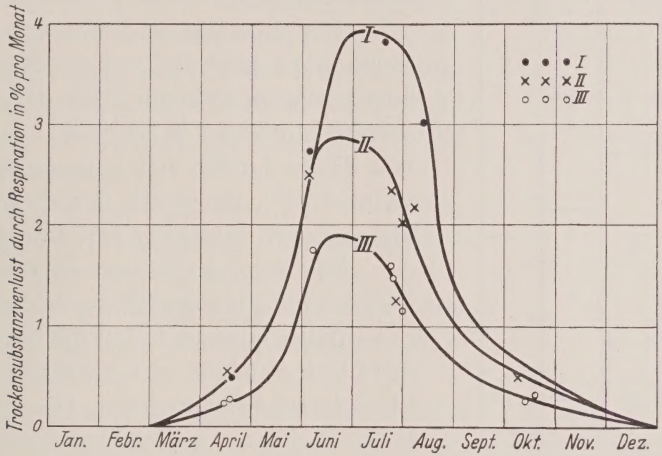

Abb. 32. Eschenprobefläche, keine Durchforstung. Verlust an Trockensubstanz durch Respiration pro Monat, in Prozenten des Trockensubstanzgehaltes der Bäume ausgedrückt bei den drei verschiedenen Baumklassen. Die Zahlen beziehen sich auf die durchschnittliche Temperatur der verschiedenen Monate.

wird, wie gewöhnlich, pro t Holztrockensubstanz berechnet (Tabelle 13, *14*), und hieraus erhält man den Trockensubstanzverlust durch Abwurf von Ästen pro ha (Tabelle 13, *15*). Diese Methode ist freilich nicht sehr genau, was aber keine große Rolle spielt, weil diese Größe im Vergleich mit den oben erwähnten Größen nur gering ist.

Endlich erhält man durch Summierung des Zuwachses und des Trockensubstanzverlustes durch Laubfall, Respiration und Astverlust die Bruttoproduktion (Tabelle 13, *16*). Die Analyse der Stoffproduktion ist damit zu Ende geführt. In den folgenden drei Abschnitten soll gezeigt werden, wie man mit Hilfe solcher Analysen die Stoffproduktion im Walde beleuchten kann.

2. Die Stoffproduktion innerhalb der verschiedenen Baumklassen in einem 12jährigen Eschenbestand.

Wir benutzen für diese Untersuchung die in Tabelle 13 wiedergegebenen Zahlen, die teilweise in den Abb. 33 und 34 graphisch wiedergegeben sind. In Abb. 33 stellen die verschiedenen Kolonnen die prozentuale Verteilung der Masse, Blattfläche usw. bei den drei verschiedenen Baumklassen dar. In Abb. 34 ist die Verwendung, d. h. die prozentuale Verteilung der Bruttoproduktion wiedergegeben.

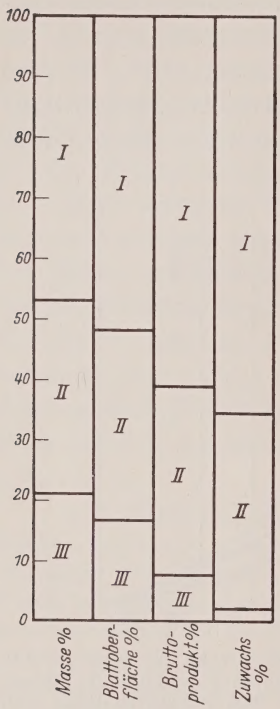

Abb. 33. Eschenprobefläche, keine Durchforstung. Prozentuale Verteilung der Masse, Blattoberfläche, Bruttoproduktion und Zuwachs auf die drei verschiedenen Baumklassen. Man beachte die stetige Zunahme der Blattfläche, Bruttoproduktion und Zuwachs im Verhältnis zur Masse bei den herrschenden Bäumen und die stetige Abnahme bei den beschatteten Bäumen.

Der Bestand war bei der Untersuchung 12 Jahr alt und die Masse pro ha war darum ziemlich klein. Die durchschnittliche Masse in 1923—25 war 63 m^3, von diesen fanden sich entsprechend 47, 32 und 31% innerhalb der drei Baumklassen (vgl. Abb. 33, Kolonne 1).

Die Stoffproduktion ist durch die CO_2-Assimilation der Blätter bedingt und es ist daher angezeigt, erst die Verteilung der Blätter auf die verschiedenen Baumklassen zu untersuchen. Die gesamte Blattoberfläche, einseitig gemessen, betrug pro ha 5,4 ha, d. h., das Areal der Blätter war 5—6mal so groß wie das Bodenareal; eine sehr bedeutende Größe. Der Bestand war in der Tat auch ziemlich dunkel; die Beleuchtungsstärke im Bestande betrug nur 2,1% des freien Tageslichtes.

Die prozentuale Verteilung des Blattareals auf die drei verschiedenen Baumklassen ist in Abb. 33 Kolonne 2 dargestellt. Die Bäume der ersten Klasse trugen 52%, die Bäume der zweiten Klasse 32% und die Bäume der dritten Klasse 16% der gesamten Blattoberfläche. Die herrschenden Bäume besitzen somit im Verhältnis zur Masse eine größere Blattfläche als die beiden anderen Klassen.

Wir untersuchen danach die Ausbeute der Arbeit des Assimilationssystems, die Bruttoproduktion, d. h. die Menge Trockensubstanz, die während eines Sommers produziert wurde. Es ist einleuchtend, daß diese bei den Bäumen der ersten Klasse im Verhältnis zur Blattfläche bedeutend größer sein muß als bei den übrigen, weil die Blätter der herrschenden Bäume mehr Licht genießen. Aus Abb. 33, Kolonne 3 geht hervor, daß die Bäume der ersten Klasse, obwohl sie nur ungefähr die Hälfte der Blattfläche besaßen, doch 61% der gesamten Trockensubstanz produzierten. Kl. II, die 32% der Blattoberfläche trug, produzierte 32% und Kl. III, die die übrigen 17% trug, produzierte nur 7% der gesamten Trockensubstanz.

Die Verwendung der durch die CO_2-Assimilation produzierten Trockensubstanz ist in Abb. 34 dargestellt. Es finden sich in dieser Beziehung bei den drei Baumklassen sehr charakteristische Verschiedenheiten.

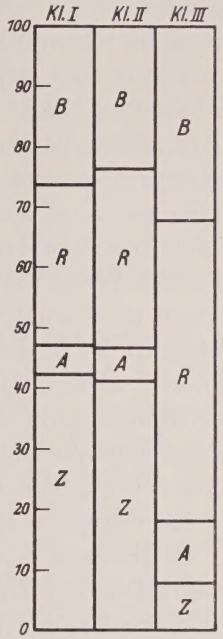

Abb. 34. Eschenprobefläche, keine Durchforstung. Prozentuale Verteilung der Bruttoproduktion bei den drei verschiedenen Baumklassen. Verlust an Trockensubstanz durch Laubfall (B), durch Respiration (R) und durch Astverlust (A); der Rest (Z) ist der Zuwachs. Man beachte, daß die Nettoproduktion (der Zuwachs), in Prozenten der Bruttoproduktion ausgedrückt, von Klasse I bis Klasse III stetig sinkt, daß somit die Bäume der ersten (und zweiten) Klasse mehr ökonomisch arbeiten als die Bäume der dritten Klasse.

Der Kampf der unterdrückten Bäume um die Erhaltung des Lebens ist S. 46 geschildert worden. Es ist in diesem Kampf von vitaler Bedeutung, daß das Assimilationssystem, die Bedingung für die Stoffproduktion, solange wie irgend möglich intakt gehalten wird. Eine stetige Verminderung der Blattoberfläche wird nach kürzerer oder längerer Zeit den Tod der Pflanze herbeiführen. Obwohl die Blätter der unterdrückten Bäume Schattenblätter sind und daher dünner sind als die Blätter der herrschenden Bäume, ist doch der Teil der Bruttoproduktion, der für die Bildung der Blätter verwendet wird und daher bei dem Laubfall verloren geht, bei den Bäumen der dritten Klasse größer als bei der ersten und zweiten Klasse, nämlich 32% gegenüber 26 resp. 23%.

In Abb. 32 ist der Verlust an Trockensubstanz durch Respiration pro Monat, in Prozenten des Trockensubstanzgehaltes der Bäume ausgedrückt, bei den drei verschiedenen Baumklassen dargestellt. Vergleichen wir den gesamten Verlust an Trockensubstanz durch die Respiration, so findet man, daß dieser, in Prozenten des Trockensubstanzgehaltes ausgedrückt, bei den Bäumen der ersten und zweiten Klasse weit größer war als bei den Bäumen der dritten Klasse. Dies ist durch eine Regulierung der Respirationsintensität bedingt. Je stärker der Stoffumsatz in den Pflanzen ist, um so größer ist auch die Intensität der Respiration. Aber im übrigen geht es mit dem Trockensubstanzverlust durch die Atmung in ganz derselben Weise wie mit dem Blattverlust. Obwohl der Respirationsverlust im Verhältnis zur Masse bei den unterdrückten Bäumen kleiner ist, so ist doch, weil die gesamte Bruttoproduktion bei diesen Bäumen so niedrig ist, der Respirationsverlust, in Prozenten der Bruttoproduktion ausgedrückt, weit größer als bei den Bäumen der beiden anderen Klassen. Bei den Bäumen der dritten Klasse ging jährlich 50% der Bruttoproduktion durch Atmung verloren, bei den Bäumen der ersten Klasse nur 26%.

Bei den unterdrückten Bäumen ist somit der Teil der Bruttoproduktion, der durch Laubfall und Atmung verloren geht, weit größer als bei den Bäumen der beiden anderen Klassen; deswegen muß der Teil, der übrig bleibt und als Zuwachs abgesetzt wird, wie aus Abb. 34 hervorgeht, bei den unterdrückten Bäumen kleiner sein. Es gilt für diese in erster Linie das Leben zu erhalten. Die Blätter können nicht entbehrt werden, die Respiration in den lebenden Zellen der Achsenorgane auch nicht, der Zuwachs dagegen kann jedenfalls stark vermindert werden; die Länge der Jahrestriebe wird verschwindend klein und bei den extremsten Bäumen der Kl. III wird überhaupt kein Jahresring gebildet. Wie gewöhnlich bezeichnen wir den Zuwachs als Nettoproduktion; bei den Bäumen der ersten Klasse bildet diese 42% der Bruttoproduktion, bei den Bäumen der dritten Klasse dagegen nur 8%. Die ersteren arbeiten daher weit mehr ökonomisch als die letzteren.

Weil somit der Nutzeffekt bei den herrschenden Bäumen am größten ist, versteht es sich leicht, daß diese, obwohl sie nur 61% der Bruttoproduktion hervorbringen, doch 66% des Gesamtzuwachses produzieren, während die Bäume der dritten Klasse 7% der Bruttoproduktion hervorbringen, aber nur 2% des Gesamtzuwachses (Abb. 33, Kolonne 4).

Das oben Entwickelte läßt sich in folgender Weise zusammenfassen: Es sind die Bäume der ersten Klasse, die im Verhältnis zur Masse die größte Blattoberfläche besitzen; es sind die Blätter derselben Bäume, die im Verhältnis zur Oberfläche die größte Menge Trockensubstanz produzieren; ferner wird auch bei diesen die produzierte Trockensubstanz am vorteilhaftesten ausgenutzt. Es geht hieraus hervor, daß es die Bäume der ersten Klasse sind, die die größte Menge von Holz produzieren, sowohl absolut als im Verhältnis zur Masse. Der Zuwachs war bei Kl. I 19,7%, bei Kl. II 14% und bei Kl. III nur 1% der Masse.

3. Änderungen der Größen der Zuwachsgleichung in einem Eschenbestand vom 12. bis 18. Jahr[1]).

Die Zahlen in Tabelle 13 sind das Ergebnis der ersten Untersuchung eines 12jährigen Eschenbestandes. In den folgenden Jahren wurde die Masse des Bestandes jedes zweite Jahr gemessen, und zwar in den Jahren 1925, 1927 und 1929. Der Bestand wurde jedoch nicht durchforstet. Im letzten Jahre 1929 wurde wieder eine Analyse der Stoffproduktion ausgeführt; der Bestand war damals 18 Jahre alt. Durch einen Vergleich der Messungen in 1923 und 1929 lassen sich daher die Veränderungen der Größen der Zuwachsgleichung während der Untersuchungsperiode feststellen.

Selbst wenn, wie in diesem Falle, der Bestand nicht durchforstet wird, findet doch von selbst eine Verminderung der Stammzahl statt. Die beschatteten Bäume der dritten Klasse sterben nach und nach ab und Bäume der herrschenden Klassen werden beschattet und gehen nach und nach in die Klasse der unterdrückten Bäume über, so daß sowohl die Gesamtanzahl als auch die Anzahl der herrschenden Bäume stetig vermindert wird.

Eine solche Entwicklung läßt sich auch bei dem untersuchten Bestande feststellen. Die gesamte Baumanzahl pro ha war in 1923 53000, in 1929 nur 26000, und ist somit ungefähr um die Hälfte vermindert worden. Die toten Bäume sind bei jeder Messung des Bestandes entfernt und als Durchforstung in Rechnung geführt worden, und es ist dies die einzige Durchforstung, die überhaupt stattgefunden hat. Es muß doch bemerkt werden, daß diese starke Verminderung der Stammanzahl hauptsächlich in den beiden ersten Jahren stattgefunden hat, und ausschließlich innerhalb der Bäume

[1]) P. Boysen-Jensen, Det forstlige Forsøgsvæsen. Kopenhagen. X, S. 365, 1930.

der dritten Klasse. Die Masse der abgestorbenen Bäume ist im Verhältnis zur Gesamtmasse verschwindend klein.

In 1929 waren die Bäume der dritten Klasse im Absterben begriffen. Viele hatten noch einzelne Blätter in der Spitze, andere waren ganz blattlos, wie aber aus den Respirationsuntersuchungen hervorging, waren die Achsenteile noch lebendig. Auch mit den Bäumen der ursprünglichen zweiten Klasse ist es während der Untersuchungsperiode stark zurückgegangen, in wenigen Jahren werden auch diese zugrunde gehen. Der Bestand wird dann ausschließlich aus den Bäumen der ersten Klasse gebildet sein, und diese werden sich wieder, wie oben gesagt, in verschiedene Klassen spalten.

Tabelle 14 a.

Die Veränderungen der Größen der Zuwachsgleichung auf der nicht durchforsteten Probefläche.

	1923	1925	1927	1929
Masse, Trockensubstanz pro ha, t — vor der Durchforstung	—	35,03	39,67	44,98
Masse, Trockensubstanz pro ha, t — nach der Durchforstung	26,85	33,79	39,39	43,74
Blattfläche, ha pro ha	5,37		4,35	
Bruttoproduktion, Trockensubstanz pro ha t	9,91		8,82	
Trockensubstanzverlust durch Respiration, pro ha t	3,10		3,65	
Trockensubstanzverlust durch Laubfall, t	2,72		2,37	
Gesamtverlust an Trockensubstanz, t pro ha	5,82		6,02	
Zuwachs pro Jahr pro ha, Trockensubstanz t	4,09	2,94	2,80	

Der Trockensubstanzverlust durch Abwurf von Ästen ist in 1929 nicht berücksichtigt worden.

Tabelle 14 b.

Die Veränderungen der Größen der Zuwachsgleichung auf der durchforsteten Probefläche.

	1923	1925	1927	1929
Masse, Trockensubstanz pro ha t — vor der Durchforstung	20,51	24,00	28,39	31,40
Masse, Trockensubstanz pro ha t — nach der Durchforstung	17,73	19,88	24,18	25,24
Blattfläche, ha pro ha	4,36		3,71	
Bruttoproduktion, Trockensubstanz, pro ha t	8,51		9,00	
Trockensubstanzverlust durch Respiration, pro ha t	2,76		2,76	
Trockensubstanzverlust durch Laubfall, t	2,73		2,29	
Gesamtverlust an Trockensubstanz, t pro ha	5,49		5,05	
Zuwachs pro Jahr pro ha, Trockensubstanz t	3,02		3,95 (1925-29)	

Die Änderungen der Größen der Zuwachsgleichungen bei dem betreffenden Bestand sind in Abb. 35a und Tabelle 14a dargestellt.

Es geht aus der Abb. 35a, Kurve *M* hervor, daß die Gesamtmasse bedeutend zugenommen hat. Die beiden Kreuze in den betreffenden Jahren stellen die Masse vor und nach der Durchforstung dar, man sieht, daß diese, die, wie oben gesagt, von den abgestorbenen

Bäumen gebildet wird, nur ganz unbedeutend ist, so daß die Kurve der Massenvermehrung beinahe stetig ist. Die Gesamtmasse ist von 63 m³ in 1923/24 bis 88 m³ in 1927/28 gewachsen (= 29 bis 42 t Trockensubstanz pro ha).

Im Gegensatz zur Masse verändern sich dagegen die Größen der Zuwachsgleichung relativ wenig.

Wir untersuchen erstens die Blattoberfläche. Während der Entwicklung des Bestandes wird das Assimilationssystem höher und höher emporgehoben, die Blattoberfläche wird aber dabei nur wenig verändert, in dem vorliegenden Fall läßt sich doch eine Verminderung feststellen, von 5,4 ha in 1923/24 bis 4,4 ha in 1927/28. Die Ursache dieser Verminderung konnte vielleicht durch klimatische Faktoren bedingt sein; es ist jedenfalls wahrscheinlich, daß diese die Entfaltung und das Wachstum der Blätter beeinflussen. Ein ausgeprägt klimatischer Unterschied war jedoch in den betreffenden Jahren nicht vorhanden, weder Spätfrost noch Dürre hat die Entwicklung der Blätter ungünstig beeinflußt. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Blattfläche mit dem Alter etwas vermindert wird. Dieses stimmt auch mit der Tatsache überein, daß der Baumschlag der Esche mit dem Alter viel lichter wird.

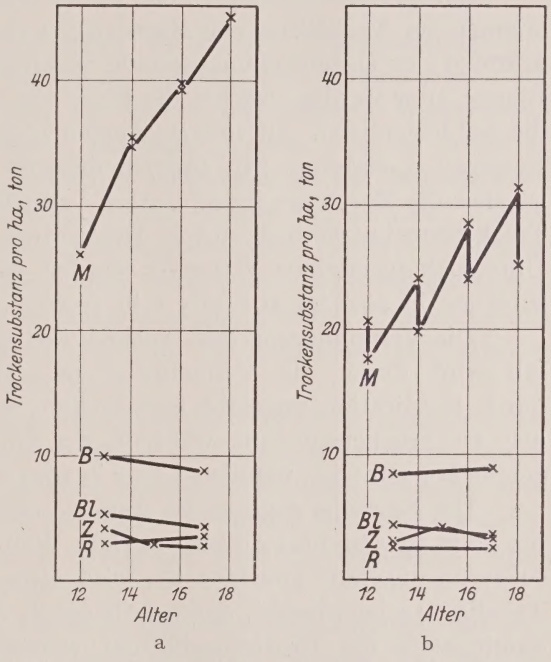

Abb. 35. Eschenprobeflächen. Keine Durchforstung (a), starke Durchforstung (b). Änderungen 1923—29 der Größen der Zuwachsgleichung. M = Masse, B = Bruttoproduktion, Bl = Blattflächen, R = Respirationsverlust, Z = Zuwachs.

Die Bruttoproduktion, d. h. die Trockensubstanz, die durch die CO_2-Assimilation produziert wird, ist durch die Größe der Blattfläche, die Anordnung der Blätter und die klimatischen Verhältnisse während der Vegetationsperiode bedingt. Ein Vergleich

zwischen der Bruttoproduktion in 1923/24 und 1927/28 zeigt, daß diese von 9,91 t bis 8,82 t pro ha gesunken ist; diese Verminderung ist zweifellos durch die Abnahme der Blattfläche bedingt; pro ha Blattfläche war die Bruttoproduktion in 1923/24 1,86 t, in 1927/29 2,04 t.

Der Trockensubstanzverlust durch Laubfall war in 1923/24 2,72 t, in 1927/29 2,37 t. Auch diese Verminderung entspricht so genau, wie man es erwarten kann, der Abnahme der Blattfläche.

Der Trockensubstanzverlust durch Respiration in den Achsenorganen im Verhältnis zur Masse ist, wie man erwarten konnte, während der Untersuchungsperiode verkleinert worden. Wenn die Bäume älter werden, wächst die Masse der toten Zellen stärker als die der lebendigen. In 1923/24 gingen 10,5% der Masse durch die Respiration verloren. In 1927/28 dagegen nur 8,7%; gleichzeitig ist aber die Masse pro ha sehr stark vermehrt worden, weshalb der Trockensubstanzverlust durch Respiration pro ha während der Untersuchungsperiode vermehrt worden ist, von 3,10 t Trockensubstanz in 1923/24 auf 3,65 t in 1927/28.

Die Verminderung des Trockensubstanzverlustes durch Laubfall wird durch die Vermehrung des Trockensubstanzverlustes durch Respiration ungefähr kompensiert, so daß der gesamte Verlust an Trockensubstanz während der Untersuchungsperiode ungefähr konstant ist, nämlich 5,82 t in 1923/24 und 6,02 t in 1927/28.

Der Zuwachs dagegen ist stark vermindert worden von 4,09 t pro ha in 1923/24 bis 2,80 t in 1927/28. Weil der Verlust an Trockensubstanz ungefähr konstant ist, wird diese Verminderung, wie aus Tabelle 14a hervorgeht, dadurch bedingt, daß die Blattfläche und damit auch die Bruttoproduktion während der Untersuchungsperiode verkleinert ist.

4. Der Einfluß der Durchforstung auf die Stoffproduktion im Walde.

In einem nicht durchforsteten Bestand findet, wie oben beschrieben, von selbst eine Verminderung der Stammanzahl statt, was aber mit einem starken Kampf zwischen den Bäumen verbunden ist; diese werden durch den Kampf oft sehr stark beeinflußt und erreichen daher nicht immer die gewünschte Entwicklung.

In der praktischen Forstwirtschaft läßt man daher auch nicht die Entwicklung in dieser Weise fortgehen, sondern ein Teil der Bäume wird mit passenden Zwischenräumen entfernt, wodurch man eine Reihe verschiedener Vorteile erreicht.

Erstens besitzen die durch die Durchforstung herausgenommenen Bäume einen ökonomischen Wert, der mit dem Alter des Bestandes stark wächst. Es ist einleuchtend, daß es für die Forstnutzung von großer Bedeutung ist, daß die Ausgaben für Pflanzenzucht, Bestandspflege usw. sich so früh wie irgend möglich verzinsen.

Ferner wird die Qualität des Bestandes durch die Durchforstung bedeutend erhöht, hauptsächlich nach zwei verschiedenen Richtungen.

Erstens ist es einleuchtend, daß bei der Durchforstung vorzugsweise die schlechtesten Bäume entfernt werden, teils solche, die schlecht geformt sind, und teils solche mit geringer Wachstumsgeschwindigkeit. Die Bäume, die übrig bleiben und die größeren Dimensionen erreichen, sind daher wertvoller als der Durchschnitt des ursprünglichen Bestandes, es sind Bäume von geradem Wuchs und ohne Knasten. Und da diese Eigenschaften jedenfalls teilweise von erblicher Beschaffenheit sind, wird auch die genotypische Beschaffenheit des Bestandes durch eine gut geführte Durchforstung erhöht, was bei Selbstverjüngung für die folgenden Generationen von großer Bedeutung sein kann.

Zweitens erreicht man, daß der Zuwachs in einem durchforsteten Bestand auf weniger Bäume verteilt wird als in einem nicht durchforsteten. Statt vieler dünnen Bäume erhält man weniger, aber dickere Bäume. Weil nun der Wert des Holzes mit der Dimension wächst, wird auch in dieser Weise der Wert des Bestandes durch die Durchforstung vergrößert.

Und endlich wird ziemlich allgemein angenommen, daß die Holzproduktion, d. h. die Anzahl m^3 Holz, die pro Jahr und ha produziert werden, durch eine passende Durchforstung vermehrt wird, was man vielleicht a priori nicht erwarten wollte. Auf einem Bodenareal erhält man eine gegebene Lichtmenge, Regenmenge, Temperatur usw., die jedenfalls durch die Kultur nicht verändert werden, und eine Summe von Bodeneigenschaften, die innerhalb gewisser Grenzen durch den Forstbetrieb beeinflußt werden können.

Ob nun in der Tat die Holzproduktion durch die Durchforstung vermehrt werden kann, war bisher nicht endgültig abgemacht, und ich begann daher im Jahre 1923 eine Reihe von Untersuchungen, um zu ermitteln, ob die Holzproduktion durch eine passende Durchforstung vermehrt werden kann und um im zutreffenden Falle die Ursachen derselben festzustellen.

Die erste dieser Fragen, ob man durch eine passende Durchforstung die Stoffproduktion vergrößern kann, läßt sich in der Weise lösen, daß man zwei Probeflächen anlegt, die bei dem Beginn des Versuches so gleich sind, wie nur irgend möglich. Die eine von diesen wird sehr schwach oder gar nicht durchforstet, während die andere stark, oder richtiger gesagt, häufig durchforstet wird. Wenn man nun den Zuwachs auf den beiden Probeflächen messend verfolgt, erhält man den Einfluß der Durchforstung auf die Holzproduktion.

Hinsichtlich der anderen Frage: die Ursachen der vermeintlichen Vermehrung der Holzproduktion durch Durchforstung, hat man verschiedene Möglichkeiten erwogen. Bei der durch die Durchforstung bedingten stärkeren Lichtzufuhr zum Waldboden kann der Wasserstoffionenkonzentration des Bodens verschoben werden, der Stoffumsatz im Boden wird vergrößert und die Bodentemperatur wird höher. Es ist nicht ausgeschlossen, ja sogar wahrscheinlich, daß solche Veränderungen die Holzproduktion im Walde günstig beeinflussen können. Falls nun aber, auch wenn die Bodenbedingungen optimal sind, eine vermehrte Holzproduktion als Folge der Durchforstung nachgewiesen werden kann, ist die Ursache dieser Vermehrung anderswo als in den Bodeneigenschaften zu suchen. Es ist ein solcher Fall, der in den im folgenden angeführten Versuchen berücksichtigt ist.

Der Ausgangspunkt für meine Versuche war der Gedanke, daß, wenn die Holzproduktion als eine Differenz zwischen Bruttoproduktion und Betriebskosten aufgefaßt wird, die Durchforstung auf zwei verschiedene Weisen eine Vermehrung der Holzproduktion herbeiführen könnte, nämlich entweder dadurch, daß die Bruttoproduktion, d. h. die CO_2-Assimilation, pro Hektar vergrößert wird, indem das Licht bei häufigerer Durchforstung von dem Assimilationssystem besser ausgenützt wird, oder dadurch, daß die Betriebskosten, speziell die zur Respiration der Achsenorgane verwendete Trockensubstanz, wegen der durch die Durchforstung hervorgerufene Verminderung der Masse kleiner werden, oder vielleicht durch ein Zusammenwirken dieser beiden Ursachen.

Um diese Verhältnisse näher zu untersuchen, wurde i. J. 1923 gleichzeitig mit der in den beiden vorigen Abschnitten besprochenen, nicht durchforsteten Probefläche auch eine andere Eschenprobefläche angelegt. Diese letztere, deren Größe 434 m^2 betrug, wurde während des Versuches von 1923—29 jedes zweite

Jahr ziemlich stark durchforstet. Im folgenden sollen nun die beiden Probeflächen miteinander verglichen werden, um die Wirkung der Durchforstung auf die Stoffproduktion zu beleuchten.

Zweimal wurde eine Analyse der Stoffproduktion auf den beiden Probeflächen ausgeführt, i. J. 1923/24 und i. J. 1929. Das Ergebnis der ersteren Untersuchung findet sich in Tabelle 14a und b, erste Kolonne. Die unmittelbare Folge der ersten Durchforstung i. J. 1923 war, daß die Blattfläche auf der durchforsteten Probefläche stark vermindert wurde, von 5,37 bis auf 4,36 ha pro ha Bodenfläche. Man hätte erwarten können, daß gleichzeitig der bessere Lichtzugang ein besseres Arbeiten der Blätter ermöglicht hätte. Das war aber nicht der Fall. Pro 1 ha Blattfläche wurde 1,96 t Trockensubstanz assimiliert, ungefähr dieselbe Menge wie bei der nicht durchforsteten Probefläche. Die Abnahme der Blattfläche mußte somit auch eine Abnahme der Bruttoproduktion herbeiführen, und weil der Trockensubstanzverlust durch Laubfall und Respiration auf den beiden Probeflächen ungefähr derselbe war, mußte auch der Zuwachs sinken. Das Ergebnis zeigt, wie empfindlich das Assimilationssystem gegen eine plötzliche, wenn auch beschränkte Durchforstung ist.

In den folgenden Jahren ändert sich das Bild, indem die durchforstete Probefläche sich an die neuen Lichtverhältnisse angleicht. Die Entwicklung der Größen der Zuwachsgleichung auf dieser Probefläche ist in Abb. 35b dargestellt. Was bei einem Vergleich der Abb. 35a und b unmittelbar auffällt, ist der Unterschied in dem Verlauf der Kurven des Massenzuwachses. Bei der durchforsteten Probefläche hat sie die Form einer Säge, da jedes zweite Jahr ein beträchtlicher Teil der Masse fortgenommen ist. Die Durchforstung beträgt in den Jahren 1925, 1927 und 1929 entsprechend 17,4, 14,8 und 19,5% der gegenwärtigen Masse, ist somit ziemlich effektiv gewesen. Die Folge ist, daß die Gesamtmasse weit weniger vermehrt worden ist als auf der nicht durchforsteten Probefläche. Bei dieser letzteren stieg die Masse während der Untersuchungsperiode von 54 bis auf 88 m^3, bei der stark durchforsteten dagegen nur von 43 bis auf 58 m^3, i. J. 1929 betrug sie somit nur 66% der Masse auf der nicht durchforsteten Probefläche.

Der Zuwachs dagegen hat sich in entgegengesetzter Richtung verändert. Wie es aus Tabelle 15 hervorgeht, war dieser in den Jahren 1923—24 am größten auf der nicht durchforsteten Probefläche, weil, wie oben bemerkt, die Bäume auf der durchforsteten

Tabelle 15.

Zuwachs in m^3 pro ha pro Jahr.

	1923—24	1925—26	1927—28
Keine Durchforstung	8,8	6,1	5,8
Starke (häufige) Durchforstung	6,2	8,9	7,6

Probefläche durch die erste Durchforstung geschädigt wurden. Im Laufe der 4 folgenden Jahre hat sich aber dieses Verhältnis gänzlich verändert. Es wurde in diesen Jahren auf der durchforsteten Probefläche 38% mehr Holz produziert als auf der nicht durchforsteten. Dieser Unterschied ist so groß, daß er nicht auf Versuchsfehler zurückgeführt werden kann, und man wird daher schließen können, daß die Holzproduktion als Folge der Durchforstung vergrößert worden ist.

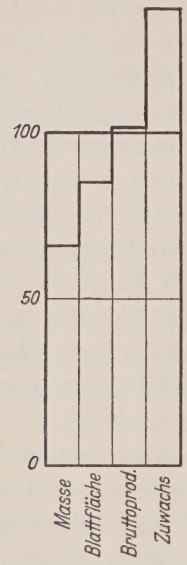

Abb. 36. Wirkung der Durchforstung auf die Eschenprobefläche. Masse, Blattfläche, Bruttoproduktion und Zuwachs der stark durchforsteten Probefläche in Prozenten der entsprechenden Größen der nicht durchforsteten Probefläche ausgedrückt.

Um nun die Ursache dieser vermehrten Holzproduktion, die wie bemerkt nicht durch Änderungen der Bodeneigenschaften bedingt sein kann, zu ermitteln, wurde i. J. 1929 eine Analyse der Stoffproduktion ausgeführt in derselben Weise wie i. J. 1923/24. Die Wirkung der Durchforstung auf die Stoffproduktion ergibt sich durch einen Vergleich der beiden letzten Zahlenkolonnen für 1927/29 in Tabelle 14a und b und aus Abb. 36.

Wir beginnen wie gewöhnlich mit einem Vergleich der Blattfläche auf den beiden Probeflächen. Häufig findet man die Anschauung, daß die Blattfläche durch die Durchforstung vergrößert wird. Diese Anschauung stützt sich wohl hauptsächlich auf Beobachtungen im Walde; die größere Kronentiefe in den durchforsteten Beständen ruft den Eindruck hervor, daß auch die Blattmenge größer ist. In vielen Fällen mag das auch richtig sein[1]); im höheren Alter ist tatsächlich der Baumschlag in nicht durchforsteten Beständen oft auffallend licht. In dem hier untersuchten Falle ist jedoch die Blattfläche am größten auf der nicht durchforsteten

[1]) Vgl. C. M. Möller, Stoftab. Tynding og Tilvækst i Løvskov. Ber. f. 18de skandinaviske Naturforskermøde, Kopenhagen p. 432, 1929.

Eschenprobefläche, nämlich 4,4 ha gegenüber 3,7 ha auf der durchforsteten Probefläche. Bei der Beurteilung dieses Unterschiedes kann es keine Rolle spielen, daß die Größe der Blattfläche möglicherweise von einem Jahr zum anderen etwas variieren kann als Folge der äußeren Faktoren, weil die Blattflächen, die hier verglichen werden, in dem gleichen Jahr entwickelt sind. Der Unterschied zwischen den beiden Zahlen ist ferner so groß, daß er nicht auf Versuchsfehler zurückgeführt werden kann, und man wird daraus schließen müssen, daß die nicht durchforstete Probefläche die größte Blattfläche trägt.

Trotzdem also die Blattfläche durch die Durchforstung vermindert worden ist, ist doch die Größe der Bruttoproduktion auf den beiden Probeflächen ungefähr dieselbe (8,8 und 9,0 t Trockensubstanz pro Jahr und Hektar) (vgl. Abb. 36). Somit ist die Größe der Bruttoproduktion nicht immer der Blattfläche proportional, eine sehr bemerkenswerte Tatsache. Wie schon oben bemerkt, ist außer der Blattfläche auch die Anordnung der Blätter im Assimilationssystem von Bedeutung für die Ergiebigkeit der CO_2-Assimilation. In dem durchforsteten Bestand dürfte die Verteilung des Lichtes über die Blätter weit gleichförmiger sein als in dem nicht durchforsteten. In diesem letzteren sind die Kronen der einzelnen Bäume ineinander eingeflochten und die Blätter sind haufenweise zusammengeballt, wodurch eine starke gegenseitige Beschattung der Blätter unvermeidlich ist. Während die Ausbeute der CO_2-Assimilation pro Hektar Blattfläche auf der nicht durchforsteten Probefläche während der Untersuchungsperiode ziemlich konstant ist, nämlich ungefähr 2 t Trockensubstanz pro Jahr, ist sie auf der durchforsteten Probefläche stark vergrößert worden, von 1,96 t i. J. 1923/24 bis auf 2,43 t i. J. 1927/29. Dieses Anwachsen wird auf die durch die Durchforstung bedingte bessere Anordnung der Blätter zurückzuführen sein.

Weil somit die Bruttoproduktion auf den beiden Probeflächen ungefähr die gleiche ist, muß die Vermehrung der Holzproduktion auf der durchforsteten Probefläche in einer besseren Ausnützung der produzierten Trockensubstanz zu suchen sein.

Die Trockensubstanzmenge, die durch Laubfall verloren geht, ist ungefähr die gleiche auf den beiden Probeflächen. Zwar ist die Blattfläche größer auf der nicht durchforsteten Probefläche, aber die Blätter sind dünner, weil sie mehr ausgeprägte Schattenblätter sind.

Dagegen ist der Trockensubstanzverlust durch Respiration recht verschieden auf den beiden Probeflächen. Zwar ist die Respirationsintensität pro Masseneinheit kleiner auf der nicht durchforsteten Probefläche, nämlich 8,7% gegenüber 10% auf der durchforsteten. Weil aber die Holzmasse auf der ersteren viel größer ist, ist auch der Gesamtverlust an Trockensubstanz durch Respiration um 0,9 t größer als auf der durchforsteten Probefläche.

In gedrängter Form läßt sich das Ergebnis der Analyse der Stoffproduktion auf den beiden Probeflächen in folgender Weise zusammenstellen:

	Bruttoproduktion	= Zuwachs	+ Laubfall	+ Respirationsverlust
Keine Durchforstung	8,9	2,8	2,4	3,7
Starke Durchforstung ...	9,1	4,0	2,3	2,8

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß in diesem Falle der größere Zuwachs auf der durchforsteten Probefläche hauptsächlich durch den kleineren Verlust an Trockensubstanz durch die Atmung bedingt ist.

Auch bei der Buche wurde der Einfluß der Durchforstung auf den Zuwachs in ähnlicher Weise untersucht. Jedoch war hier der Zuwachs auf den beiden Probeflächen ungefähr derselbe.

b) Die Stoffproduktion in einem Bestande von einjährigen Pflanzen.

Die oben gegebene Darstellung der Stoffproduktion im Walde stützt sich auf eigene Untersuchungen. Über die Stoffproduktion in Beständen von einjährigen Pflanzen habe ich selbst keine Untersuchungen angestellt. Im folgenden werde ich jedoch versuchen, eine Methode zu skizzieren, die mir für eine solche Untersuchung als die geeignetste erscheint. Als Illustration der Methode benutze ich die Zahlen, die sich in der Arbeit von HORNBERGER[1]) über die Stoffproduktion bei Sinapis alba finden.

Es sind bei einer solchen Untersuchung zwei Probleme von Wichtigkeit: entweder wünscht man die Stoffproduktion zu verschiedenen Zeiten der Vegetationsperiode zu verfolgen, oder man will die Gesamtleistung am Ende der Vegetationsperiode kennen.

Um die erste Frage zu lösen, kann man in folgender Weise vorgehen. Auf einem Felde, das mit der betreffenden Pflanze so

[1]) HORNBERGER, Landw. Vers. 31, 415, 1885.

gleichmäßig wie möglich bestellt ist, werden kleine Versuchsparzellen, die über die ganze Fläche verteilt und durch Schutzstreifen voneinander getrennt sind, abgesteckt[1]). Um Unregelmäßigkeiten im Versuchsfelde zu entgehen, dürfte es sich empfehlen, bei jeder Probenahme mehrere Versuchsparzellen, die über das Versuchsfeld verteilt sind, zu benutzen. Jede Woche werden eine oder mehrere Versuchsparzellen geerntet, und die Ernte wird untersucht.

Um eine Analyse der Stoffproduktion auf einem solchen Felde durchzuführen, sind folgende Bestimmungsstücke notwendig:

1. Die Blattfläche pro Hektar.
2. Trockengewicht der Blätter und der Achsenorgane, gleichfalls pro Hektar. Durch Summierung dieser Größen erhält man die Gesamttrockensubstanz pro Hektar.
3. Trockensubstanzverlust durch Respiration der Achsenorgane. In einer Durchschnittsprobe dieser Organe bestimmt man die Respirationsintensität bei der durchschnittlichen Außentemperatur zur Zeit der Probeentnahme. Hieraus läßt sich der tägliche Verlust an Trockensubstanz durch die Atmung in Prozenten der Trockensubstanz der Achsenorgane leicht berechnen.

Eine derartige Untersuchung ist, wie oben erwähnt, für Sinapis alba teilweise von HORNBERGER durchgeführt. Zwar gelten seine Zahlen nur für einzelne Pflanzen; nach seinen Angaben finden sich aber 10^6 Pflanzen pro Hektar, und man kann daher durch Multiplikation seiner Zahlen mit 10^6 die Werte pro Hektar berechnen. Eine Zusammenstellung von HORNBERGERS Zahlenmaterial nebst einigen von mir ausgeführten Berechnungen finden sich in Tabelle 16 und Abb. 37.

In Abb. 37, Kurve *1* ist die Blattfläche im Laufe der Vegetationsperiode graphisch dargestellt. Die Kurve hat die gewöhnliche S-Form; im Anfang, wenn die produzierte Trockensubstanz hauptsächlich zur Blattbildung verwendet wird, ist die Entwicklung der Blattfläche progressiv; später, wenn die Blütenbildung einsetzt, hört die Bildung neuer Blätter allmählich auf; die Blattoberfläche wird konstant, um bei dem Welken der Blätter wieder abzunehmen. Die maximale Blattfläche pro Hektar Bodenareal beträgt 3,2 ha, ist somit nicht so groß, wie die, die im Walde erreicht werden kann.

---

[1]) PFEIFFER, Die Vegetationsversuche, Berlin 1918.

Die Zunahme der Gesamttrockensubstanz während der Vegetationsperiode ist in Tabelle 16, *2* dargestellt. Es ist für die folgende Berechnung notwendig, diese Zahlen graphisch auszugleichen, was auch bei der Konstruktion der Kurve *2* in Abb. 37 getan ist. Jedoch muß bemerkt werden, daß eine solche Ausgleichung freilich nur erlaubt ist, wenn die Produktion von Trockensubstanz nicht periodischen Schwankungen unterworfen ist. Nach KREUSSLER und Mitarbeiter[1]) sollen bei Mais solche Schwankungen vorkommen können; die Zahlen von HORNBERGER für Sinapis geben jedoch keinen Anhaltspunkt dafür.

Aus der Kurve der Gesamttrockensubstanz erhält man die tägliche Produktion an Trockensubstanz durch Division des Periodenzuwachses (in diesem Falle eine Woche) mit der Tagesanzahl. Die Kurve der täglichen Trockensubstanzproduktion findet sich in Abb. 37, *4*.

Tabelle 16.

Stoffproduktion bei Sinapis alba nach HORNBERGER.

	19./5.	26./5.	2./6.	9./6.	16./6.	23./6.	30./6.	7./7.	14./7.	21./7.	28./7.	4./8.	11./8.	18./8.
1. Blattfläche, m^2 pro ha	0,05	0,30	0,84	2,2	3,1	3,2	2,4	1,8	1,4	1,1	0,59			
2. Trockensubstanz pro ha, t ...	0,032	0,125	0,411	1,334	2,160	3,268	3,720	4,648	4,921	6,294	6,253	6,289	5,395	5,540
3. Dieselben Größen, graphisch ausgeglichen	0,03	0,10	0,40	1,3	2,2	3,0	3,8	4,6	5,3	6,0	6,3	6,3		
4. Zuwachs pro Tag, Trockensubstanz, t.....		0,01	0,04	0,13	0,13	0,11	0,11	0,11	0,10	0,10	0,04	0		
5. Achsenorgane, Trockensubstanz pro ha	0,006	0,025	0,126	0,662	1,305	2,411	3,004	4,009	4,479	5,931	5,985	6,144	5,395	5,540
6. Trockensubstanzverlust durch Respiration pro Tag, t	0,0001	0,0006	0,0028	0,015	0,029	0,054	0,068							
7. Bruttoproduktion, Trockensubstanz pro Tag, t (4+6)		0,01	0,04	0,139	0,152	0,15	0,17							

[1]) Landwirtsch. Jahrb. VI, 759 u. 787, 1877; VII, 536, 1878; VIII, 617, 1879; vgl. auch die Abhdl. von BRIGGS, Kid und West in Ann. of applied Biology VII, 103 u. 202, 1920.

Über die Größe des Trockensubstanzverlustes durch die Respiration hat HORNBERGER keine Untersuchungen angestellt. Um doch auch diese Posten abschätzen zu können, benutze ich eine Bestimmung der Respirationsintensität der Achsenorgane von Sinapis alba, die ich selbst ausgeführt habe. Nach dieser Bestimmung werden in 24 Stunden bei 20° 2,05% der Trockensubstanz der Achsenorgane durch die Atmung verbraucht. Unter der Annahme, daß diese Größe während des ersten Teiles der Vegetationsperiode konstant ist (was wohl nur annähernd richtig ist), wurde durch Multiplikation der Zahlen in Tabelle 16, 5 mit 0,0205 der täg-

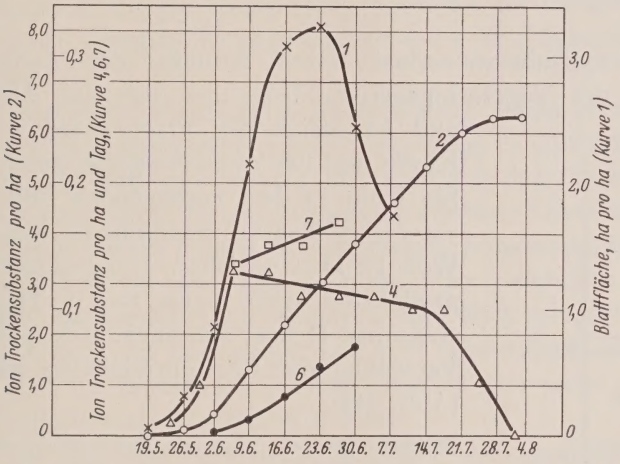

Abb. 37. Stoffproduktion bei Sinapis alba (hauptsächlich nach HORNBERGER). Kurve *1*. Blattfläche ha pro ha (die Ordinatenwerte links in der Abbildung). Kurve *2*. Trockensubstanz pro ha, t. Kurve *4*. Tägliche Produktion von Trockensubstanz, pro ha, t. Kurve *6*. Trockensubstanzverlust durch Respiration pro Tag, pro ha, t. Kurve *7*. Bruttoproduktion, Trockensubstanz pro Tag, pro ha, t.

liche Verlust an Trockensubstanz durch die Atmung für die ersten 7 Wochen berechnet. Die Zahlen finden sich in Tabelle 16, *6* und in graphischer Darstellung in Abb. 37, *6*.

Durch Addition der Kurven *4* und *6* erhält man die tägliche Bruttoproduktion während der Vegetationsperiode (Abb. 37, *7*).

Die in Abb. 37 dargestellten Kurven geben ein anschauliches Bild über den Verlauf der Stoffproduktion während der Vegetationsperiode. Weil aber die Zahlen teilweise noch recht unsicher sind, wäre es verfrüht, nähere Betrachtungen über den Verlauf der Kurven anzustellen.

Um die zweite und letzte Frage, die Verteilung der Bruttoproduktion am Ende der Vegetationsperiode zu beantworten, geht

man in folgender Weise vor. Um die gesamte Bruttoproduktion zu erhalten, addiert man die produzierte Trockensubstanz pro Hektar und den Atmungsverlust während der Vegetationsperiode. Aus Hornbergers Untersuchungen findet man folgende Zahlen für die produzierte Trockensubstanzmenge (die Nettoproduktion) pro Hektar. (Die Zahlen stellen die größten gefundenen Werte dar, nicht immer den Wert am Ende der Untersuchung.):

Blätter	857 kg
Stengel	5856 „
Schoten	2323 „
Wurzeln	311 „
	9347 kg

Der Trockensubstanzverlust durch Atmung der Achsenorgane während der Vegetationsperiode berechnet sich aus Abb. 37, *6* und ist gleich der Fläche, die von dieser Kurve und der Abszissenachse gebildet wird. Sie kann in dem vorliegenden Fall zu etwa 3,4 t pro Hektar veranschlagt werden; der Wert ist aber unsicher. Die gesamte Bruttoproduktion sollte dann 12,7 t Trockensubstanz pro Hektar betragen. Die prozentuale Verteilung der Bruttoproduktion wäre dann (Abb. 38):

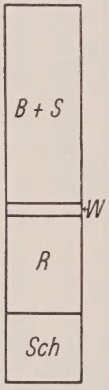

Abb. 38. Prozentuale Verteilung der Bruttoproduktion bei Sinapis. ($B + S$ = Blätter + Stengel, W = Wurzeln, R = Atmungsverlust, Sch = Schoten.)

Blätter + Stengel	Wurzeln	Atmungsverlust	Schoten
52,8%	2,4%	26,8%	18,0%

Für Mais findet man eine ähnliche Zusammenstellung bei Spoehr: Photosynthesis pag. 36.

Die Verteilung der Bruttoproduktion wird bekanntlich von äußeren Faktoren sehr stark beeinflußt. Wichtig in dieser Beziehung sind die von Garner und Allard begonnenen Untersuchungen über die photoperiodischen Erscheinungen der Pflanzen.

c) Die maximale Ausbeute der Stoffproduktion.

Es ist dafür gesorgt, daß die Bäume nicht in den Himmel wachsen. Selbst wenn die edaphischen Faktoren und das Wasser in der Natur in optimaler Menge vorhanden sind, wird doch die Stoffproduktion durch die drei Faktoren Licht, Temperatur und Kohlensäurespannung limitiert werden. Die tägliche Stoffproduktion

ist bei Pflanzenassoziationen wahrscheinlich vorzugsweise durch die Verteilung und Stärke des Lichtes begrenzt, die Länge der Vegetationsperiode dagegen wohl häufig durch die Temperatur. Wenn die Stoffproduktion in den Tropen viel höher ist als in den temperierten Gegenden, ist dies wohl kaum darin begründet, daß die tägliche Stoffproduktion in den Tropen größer ist als bei uns; wenn auch die Beleuchtungsstärke in den Tropen etwas größer ist, ist andererseits hier in Europa der Tag viel länger. Dagegen sind die jährlichen Schwankungen der Temperatur und der Lichtstärke in den Tropen weit geringer als bei uns; an vielen Stellen in den Tropen kann daher die Stoffproduktion das ganze Jahr hindurch fortdauern, so daß es möglich ist, mehrere Erträge nacheinander im Laufe des Jahres zu nehmen.

Bei Kulturen im Grünhaus ist es möglich, außer Mineralstoffe und Wasser auch Kohlensäure und Temperatur in optimaler Menge darzubieten, so daß von äußeren Faktoren nur das Licht als limitierender Faktor übrig bleibt. Innerhalb gewisser Grenzen ist man auch imstande, diesen Faktor zu beherrschen, indem man das Tageslicht durch elektrisches Licht ersetzen oder jedenfalls ergänzen kann. Die notwendigen Lichtmengen sind doch so groß und im allgemeinen auch so kostspielig, daß die Verwendung von künstlichem Licht im Dienste der Stoffproduktion nur unter ganz speziellen Verhältnissen lohnend sein wird.

Es ist nun von Interesse, die Größe der maximalen Stoffproduktion pro Hektar z. B. in Dänemark teils in Wäldern und teils auf Feldern etwas näher zu untersuchen[1]). Man wird hier zwei verschiedene Maximalausbeuten unterscheiden müssen, teils die absolut maximale Ausbeute, die nur in einzelnen Jahren, die mit Rück-

---

[1]) Eine ähnliche Untersuchung ist von Ebermayer angestellt worden (Physiologische Chemie der Pflanzen I, S. 39, 1882). Nach seinen Angaben erzeugt ein Weizenfeld bei mittlerer Ernte 1799 kg Trockensubstanz in Körnern + 2698 kg Trockensubstanz im Stroh, im ganzen 4497 kg. Ein schlagreifer Buchenbestand produziert 3474 kg Holz + 3270 kg Blätter, im ganzen 6744 kg Trockensubstanz. Die Produktionsfähigkeit des Waldes ist somit nach seinen Angaben etwa um die Hälfte größer als die des Ackerfeldes. Wenn man diese Angaben mit den Zahlen in Tabelle 17 vergleicht, sieht man, daß die Blätterproduktion im Buchenwalde ungefähr dieselbe ist, wie sie Ebermayer gefunden hat, daß aber die Holzproduktion in unseren Versuchen bedeutend größer ist. Die Trockensubstanzproduktion auf dem Felde ist natürlich auch viel größer, als vor 50 Jahren und es besteht bezüglich der Größe der Trockensubstanzproduktion im Walde und auf dem Felde heutzutage kein charakteristischer Unterschied.

sicht auf Licht, Temperatur und Feuchtigkeit der Pflanzenkultur besonders günstig sind, erreicht wird, und teils die durchschnittlich maximale Ausbeute, d. h. die Ausbeuten auf den besten Böden als Durchschnitt einer Reihe von Jahren, so daß in diesem Falle die Einwirkung der wechselnden klimatischen Bedingungen ausgeglichen sind. Dieser letztere Wert soll erst untersucht werden.

In Buchenwäldern in Dänemark dürfte die durchschnittlich maximale Ausbeute etwa 12—15 m^3 Holz pro Jahr und Hektar sein. Auf einer Buchenprobefläche, Sorø 2. Revier, Alter 22—24 Jahre, wurde jährlich 14,5 m^3 Holz produziert; das Gewicht der Trockensubstanz war 8,17 t. Ferner wurden produziert 3,14 t Blätter, 2,36 t Äste, die abgeworfen wurden, und 5,75 t wurden durch Respiration in den Achsenorganen verbraucht. Die gesamte Stoffproduktion betrug 19,42 t. Auf einer Eschenprobefläche an demselben Ort betrug die gesamte Stoffproduktion 10,54 t.

Wenn wir den Trockensubstanzverlust durch die Atmung nicht berücksichtigen — was notwendig ist, wenn wir die Stoffproduktion im Walde und auf dem Felde vergleichen wollen —, kann die Stoffproduktion im Walde durch die folgende Tabelle dargestellt werden.

Tabelle 17.

	Buche	Esche
Laubfall	3,14 t	2,72 t
Abwurf von Ästen	2,36 t	0,58 t
Zuwachs	8,17 t	4,15 t
Gesamte Stoffproduktion	13,67 t	7,45 t

Diese Zahlen gelten für Bestände bei optimalen Bodenbedingungen; die Böden sind jedoch in keiner Weise behandelt worden; ob der Zuwachs durch Düngung vermehrt werden kann, wage ich nicht zu sagen.

Zur Beleuchtung der durchschnittlichen maximalen Produktion (+ Respiration) in der Landwirtschaft teile ich einige Zahlen mit, die ich Herrn Professor Bondorff verdanke. Die Angaben sind nur schätzungsweise; sie stützen sich aber auf die durch die landwirtschaftlichen Versuchsstationen in Dänemark gewonnenen Erfahrungen. Die Zahlen gelten für gute Böden bei optimaler Düngung.

Bei Weizen ist die Ausbeute etwa 4,5 t Körner + 7,5 t Stroh; der Trockensubstanzgehalt ist 85%, und die Gesamtproduktion daher 10,2 t Trockensubstanz pro Hektar.

Für Runkelrüben ist die durchschnittliche Ausbeute vielleicht 75 t Rüben + 20 t Blätter. Mit einem Trockensubstanzgehalt von entsprechend 12 und 14 % erhält man 9,0 + 2,8 = 11,8 t Trockensubstanz pro Hektar.

Für Zuckerrüben kann die Produktion vielleicht zu 40 t Rüben + 40 t Blätter veranschlagt werden; die Zahlen sind möglicherweise zu niedrig. Der Trockensubstanzgehalt ist etwa 24 und 16%, und die Ausbeute pro Hektar daher 9,6 + 6,4 = 16,0 t Trockensubstanz.

Die Stoffproduktion im Walde und auf dem Felde sind somit von ungefähr derselben Größe. Es liegt aber ein wesentlicher Unterschied darin, daß die genannte Stoffproduktion auf dem Felde nur durch Zufuhr von großen Mengen Dünger erreicht wird, im Walde dagegen ohne Dünger. Dieser Unterschied ist dadurch bedingt, daß die Ernte im Walde, das Holz, in Vergleich mit Korn und Rüben, nur sehr geringe Mengen von den wertvollen Elementen, Kalium, Phosphor und Stickstoff, enthält.

Die absolut maximale Ausbeute, die nur in Jahren, wo die klimatischen Bedingungen besonders günstig sind, erreicht wird, liegt bedeutend höher. Für die Forstwirtschaft kann die Größe dieser Maximalausbeute nicht festgestellt werden, weil der Zuwachs immer als Durchschnitt von mehreren Jahren berechnet wird. Für die Maximalproduktion in der Landwirtschaft hat Professor Bondorff mir die folgenden Angaben mitgeteilt:

Von Weizen läßt sich eine Stoffproduktion von 6 t Körner + 8 t Stroh, eine Trockensubstanzmenge von 11,9 t pro Hektar entsprechend, erreichen.

Pro Hektar sind 146,8 Runkelrüben, 20 t Trockensubstanz (Rüben + Blätter) entsprechend, geerntet worden.

Von Zuckerrüben ist sogar eine Ernte von 70 t Rüben, 28 t Trockensubstanz pro Hektar entsprechend, erreicht worden.

D. Der Einfluß des Wassers auf die Stoffproduktion.

Die Form der Pflanze ist durch ihren Ernährungsmodus bedingt. Weil die CO_2-Assimilation von der Zufuhr von Lichtenergie abhängig ist, muß die Pflanze dem Lichte eine große Oberfläche darbieten können, was durch die Ausbildung von flachen Vegetationsorganen, den Blättern, erreicht wird. Ferner ist die Kohlensäurespannung in der Atmosphäre nur klein, und der CO_2-Verbrauch während der Assimilation ist sehr groß. Von 50 cm^2 Blattfläche kann pro Stunde bei kräftig assimilierenden Pflanzen bis 12—14 mg CO_2 gebraucht werden, dem CO_2-Gehalt in 22—25 l atmosphärischer Luft entsprechend. Hieraus berechnet sich, daß von 1 cm^2 einseitiger Blattoberfläche pro Stunde der Kohlensäuregehalt von 440—500 cm^3 atmosphärischer Luft aufgenommen wird. Diese enorm große Leistungsfähigkeit wird durch die Ausbildung von speziellen Eingangspforten für die Kohlensäure, die Spaltöffnungen, ermöglicht.

Ferner müssen die Vegetationsorgane der Pflanzen einen hohen Wassergehalt haben. Wegen der großen Oberfläche und des leichten Zuganges zum Inneren der Blätter durch die Spaltöffnungen ist es unvermeidlich, daß viel Wasser durch Transpiration verloren geht. Ob dieser Vorgang in irgendwelcher Hinsicht für die Pflanze von Bedeutung ist, soll hier nicht besprochen werden, jedenfalls ist sicher, daß sie so groß werden kann, daß der Nachschub von Wasser ungenügend ist, um Wasserbilanz zu erreichen, so daß Vorrichtungen getroffen werden müssen, um die Transpiration zeitweilig zu vermindern. In verschiedener Weise, namentlich durch Schließung der Spaltöffnungen, kann die Transpiration vermindert werden, und wir haben nun zu untersuchen, wie die Stoffproduktion dadurch beeinflußt wird.

1. Die Bedeutung der Öffnungsweite der Stomata für die CO_2-Assimilation.

Dieses Problem ist von verschiedenen Forschern, namentlich von Blackman[1]) und von Brown und Escombe[2]) untersucht worden. Sie bestimmten, wieviel Kohlensäure von der Ober- und Unterseite verschiedener Blätter aufgenommen wurde; gleichzeitig wurde die

[1]) Phil. Transact. of the Royal Soc. B. 186, 503, 1895.

[2]) Proc. of the Royal Soc. 76, 29, 1905.

Anzahl der Stomata auf den beiden Seiten der Blätter ermittelt, und sie konnten dann eine enge Beziehung zwischen Anzahl der Stomata und Kohlensäureaufnahme feststellen.

Von neueren Untersuchungen erwähne ich die von JOHANSSON und STÅLFELT[1]). Die stomatäre Spaltweite wurde durch Eintauchen der Blätter in Äther bestimmt und in Prozenten der maximalen Spaltweite ausgedrückt. Ihrer Arbeit entnehme ich die folgende Tabelle.

Tabelle 18.

Stomatäre Öffnungsweite und CO_2-Assimilation nach JOHANSSON und STÅLFELT.

Spaltweite %	Assimilation (mg CO_2 pro Stunde und g Frischgewicht)
46	0,34
62	0,56
80	0,89

Für Blätter von Buche und Esche haben D. MÜLLER und der Verf. Untersuchungen über den Einfluß der stomatären Spaltweite auf die Assimilationsintensität ausgeführt. Die Ergebnisse dieser Untersuchung, die nicht anderswo veröffentlicht sind, sollen hier mitgeteilt werden.

Die Bestimmung der Spaltweite wurde mit dem S. 18 beschriebenen Apparat ausgeführt. Als Ausdruck für die stomatäre Spaltweite benutzten wir den reziproken Wert des Quecksilberdruckes, der nötig ist, um Wasser in die luftleeren Interzellularen hineinzupressen, mit 100 multipliziert. Die in dieser Weise gefundenen Werte liegen zwischen 0,8 und 5. Spaltweite unter 0,8 konnten nicht gemessen werden[2]).

Um die Untersuchung durchzuführen, war es notwendig, die stomatäre Spaltweite variieren zu können, ohne daß die Blätter irgendwie beschädigt wurden. Wir machten hier von der Fähigkeit der Spaltöffnungen, sich bei Zufuhr von Licht zu öffnen, Gebrauch. Erst mußten wir sie daher geschlossen haben. Um dieses zu erreichen, genügt es nicht immer, die Pflanzen zu verdunkeln. Wenn z. B. Eschenzweige mit offenen Spaltöffnungen verdunkelt wurden, hielten die Spaltöffnungen sich sehr lange offen; auch eine Verdunklung der Blätter auf dem Baume blieb ohne Erfolg. Wenn aber die Spaltöffnungen im Momente des Abschneidens der Äste

[1]) Skogshögskolans Festskrift, p. 814. Stockholm 1928.

[2]) Durch eine Modifikation des Apparates ist es nun möglich, Spaltweiten bis 0,4 herab zu messen. Der auf die Stomata ausgeübte Druck ist in diesem Falle 250 cm Quecksilberdruck.

geschlossen waren, öffneten sie sich erst wieder bei Belichtung. Die Äste wurden daher spät abends unter Wasser abgeschnitten und nachts über in einem geräumigen Holzkasten mit den Zweigenden unter Wasser hingestellt. Wenn die Blätter dann den nächsten Morgen belichtet wurden, öffneten sich die Spaltöffnungen. Gleichzeitig mit der Öffnungsbewegung wurde eine Serie von Assimilationsbestimmungen ausgeführt und in dieser Weise der Einfluß der Spaltweite auf die Assimilationsintensität festgelegt.

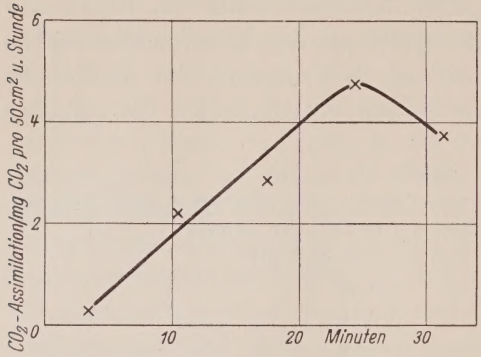

Abb. 39. Die Steigung der Assimilationsintensität während der Öffnungsbewegung der Stomata bei der Buche. Die Werte der Abszissenachse sind Minuten nach dem Beginn der Exposition.

Die Geschwindigkeit der Öffnungsbewegung ist recht bedeutend. Bei 20° und gutem Licht sind die Spaltöffnungen schon vollkommen offen nach 20—30 Minuten. Unmittelbar nach dem Beginn der Exposition der Blätter wurden daher in jeder Versuchsserie 2—5 Assimilationsbestimmungen nacheinander je mit einer Dauer von 7 Minuten ausgeführt. Gleichzeitig wurde an Blättern, die in derselben Weise wie die für die Assimilationsbestimmungen verwendeten Blätter exponiert wurden, die Öffnungsbewegung der Stomata verfolgt. Für jede Pflanze wurden im ganzen 9 Versuchsserien durchgeführt, und für jede Periode wurde der Durchschnittswert aus allen Serien berechnet.

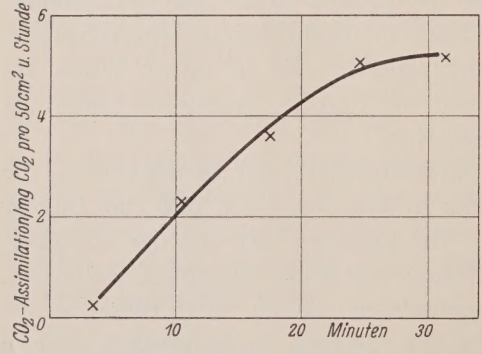

Abb. 40. Die Steigung der Assimilationsintensität während der Öffnungsbewegung der Stomata bei der Esche. Die Werte der Abszissenachse sind Minuten nach dem Beginn der Exposition.

Die Ergebnisse der Untersuchungen finden sich in Tab. 19 und 20 und in den Abb. 39 und 40.

Tabelle 19.

Einfluß der Spaltweite auf die Assimilationsintensität bei der Buche.

Assimilationsintensität, mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde, 20°.

Serie	1.Periode	2.Periode	3.Periode	4.Periode	5.Periode
1	0	0,73	2,10	5,3	3,3
2	÷ 0,2	1,6	3,8	4,7	—
3	1,2	2,3	3,3	4,5	—
4	0,37	1,9	2,6	5,1	4,05
5	÷ 0,3	1,5	2,5	4,6	3,9
6	0,31	—	—	—	—
7	1,2	3,1	—	—	—
8	0,2	4,2	—	—	—
9	÷ 0,2	2,4	—	—	—
Durchschnitt	0,31	2,22	2,86	4,8	3,75

Spaltweite $\left(\frac{100}{\text{mm Hg}}\right)$

Serie	1.Periode	2.Periode	3.Periode	4.Periode	5.Periode
1	< 0,8	1,05	1,17	1,54	1,43
2	< 0,8	1,05	1,82	1,67	—
3	< 0,8	1,1	1,54	1,33	—
4	< 0,8	< 0,8	0,87	0,95	1,54
5	< 0,8	0,83	0,87	1,06	1,54
6	< 0,8	—	—	—	—
7	< 0,8	0,95	—	—	—
8	< 0,8	0,95	—	—	—
9	< 0,8	0,80	—	—	—
Durchschnitt	< 0,8	0,96	1,25	1,31	1,50

Tabelle 20.

Einfluß der Spaltweite auf die Assimilationsintensität bei der Esche.

Assimilationsintensität, mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde, 20°.

Serie	1.Periode	2.Periode	3.Periode	4.Periode	5.Periode
1	÷ 0,19	3,1	4,25	5,7	5,6
2	0,26	2,5	3,1	4,4	4,7
3	0,22	1,7	—	—	—
4	0	2,2	—	—	—
5	0,05	1,93	—	—	—
6	0,29	2,6	—	—	—
7	0,83	—	—	—	—
Durchschnitt	0,21	2,3	3,7	5,1	5,2

Spaltweite $\left(\frac{100}{\text{mm Hg}}\right)$

Serie	1.Periode	2.Periode	3.Periode	4.Periode	5.Periode
1	< 0,8	—	—	—	1,43
2	< 0,8	—	—	—	1,67
3	< 0,8	1,11	—	—	—
4	< 0,8	1,00	—	—	—
5	< 0,8	0,88	—	—	—
6	< 0,8	0,88	—	—	—
7	< 0,8	—	—	—	—
Durchschnitt	< 0,8	0,97	—	—	1,55

Bei der Buche ist die Assimilationsintensität in der ersten Periode, wenn die Spaltöffnungen geschlossen oder nahezu geschlossen sind, etwa 0,3 mg CO_2 pro 50 cm^2 und Stunde. In den folgenden Perioden steigt sie sehr schnell gleichzeitig mit der Öffnung der Stomata, um nach 20—30 Minuten, wenn diese vollkommen geöffnet sind, den für Sonnenblätter der Buche maximalen Assimilationswert von etwa 4 mg CO_2 zu erreichen.

Bei der Esche findet man ganz entsprechende Ergebnisse. In ½ Stunde steigt die Assimilationsintensität von 0,2 bis 5 mg CO_2.

Umgekehrt beobachtet man bei Assimilationsuntersuchungen, daß die Assimilationsintensität sofort sinkt, wenn die Spaltöffnungen sich schließen. Bei Eichenblättern ist es sehr schwierig, die Stomata offen zu halten, die Assimilationsbestimmungen bei dieser Pflanze fallen daher häufig zu niedrig aus, bisweilen sind sie ganz minimal.

Die Schattenblätter der Buche haben immer geschlossene oder fast geschlossene Stomata; die Kutikula ist aber sehr dünn und die maximale Assimilationsintensität sehr klein.

Aus diesen und den früher angestellten Untersuchungen geht zur Genüge hervor, daß die Öffnungsweite der Stomata von entscheidender Bedeutung für die Intensität der CO_2-Assimilation ist. Man wird behaupten können, daß die Bedeutung des Wassers für die Stoffproduktion in erster Linie darin begründet ist, daß die Spaltöffnungen bei ungenügender Zufuhr von Wasser geschlossen werden, wodurch die CO_2-Assimilation und damit auch die Stoffproduktion beinahe ganz sistiert werden.

2. Die Öffnungsweite der Stomata bei Waldbäumen.

Im Lichte der oben angeführten Untersuchungen ist es von großem Interesse, den Öffnungszustand der Stomata bei Pflanzen in der Natur zu untersuchen. Solche Untersuchungen sind schon von verschiedenen Forschern ausgeführt worden; es hat sich dabei gezeigt, daß man mit Rücksicht auf den Öffnungszustand der Stomata verschiedene Pflanzentypen unterscheiden kann. Ich möchte folgende Typen aufstellen:

1. Die Stomata stehen Tag und Nacht offen (Kartoffel nach Loftfield)[1]).
2. Die Stomata sind nachts geschlossen und tagsüber offen. Dies ist wohl der häufigste Fall, besonders bei krautartigen Pflanzen (Schlechtwettertypus, Weber[2]).

[1]) Loftfield, J. V. G., Carnegie Institution of Washington. Public. 314, 1921.
[2]) Weber, F., Österreich. bot. Zeitschr. 72, 43, 1923.

3. Die Stomata sind außer in der Nacht auch teilweise am Tage geschlossen.
   a) Die Stomata öffnen sich morgens und schließen sich abends, in den Mittagsstunden findet aber eine transitorische, partielle oder vollkommene Schließung der Spaltöffnungen statt. Die Spaltweite zeigt somit im Laufe des Tages zwei Maxima, das eine vormittags und das andere nachmittags. Dieser Typus ist wohl häufig im direkten Sonnenschein bei krautartigen Pflanzen.
   b) Die Stomata öffnen sich morgens, schließen sich aber früher oder später im Laufe des Tages ohne sich wieder zu öffnen. (Der Schönwettertypus nach WEBER.)
4. Die Stomata sind Tag und Nacht geschlossen. Dieses wird bei vielen Pflanzen in längeren Trockenperioden der Fall sein. Wie oben bemerkt, sind die Schattenblätter der Buche auch bei günstigen klimatischen Bedingungen geschlossen.

Im Verein mit Dr. MÜLLER hat der Verfasser in den Jahren 1928 und 1930 Untersuchungen über die stomatäre Öffnungsweite bei Waldbäumen in Dänemark ausgeführt. Diese Jahre waren für die Untersuchungen ziemlich günstig, indem kürzere trockene und feuchte Perioden miteinander abwechselten. Im allgemeinen war im Boden ziemlich viel Wasser vorhanden.

Wie aus den oben erwähnten Untersuchungen hervorgeht, wird die Assimilationsintensität, wenn die Öffnungsweite größer als 1 ist, zwar durch Schwankungen in der Öffnungsweite beeinflußt, aber diese Schwankungen sind doch im Vergleich mit der fast vollkommenen Sistierung der Assimilation, die eintritt, wenn die Öffnungsweite unter 0,8 sinkt, von geringerer Bedeutung. Unser Ziel mußte daher sein, festzustellen, wie viele Stunden täglich die Öffnungsweite über 0,8 lag bei verschiedenen Waldtypen unter wechselnden klimatischen Bedingungen; es zeigte sich, daß es ziemlich leicht war, diese Zeitdauer festzustellen; wenn nämlich die Schließungsbewegung eingeleitet wurde, wurde sie im allgemeinen auch ziemlich schnell zu Ende geführt.

Wir führten somit diese Bestimmungen in der Weise aus, daß Blätter von den zu untersuchenden Bäumen im Laufe des Tages mit Zwischenräumen von 2 Stunden mit dem S. 18 beschriebenen Apparat untersucht wurden. Bei den jungen Bäumen wurden aus-

schließlich gut exponierte Blätter aus dem Wipfel benutzt; bei den alten Bäumen wurden teils Blätter von dem unteren Teil der

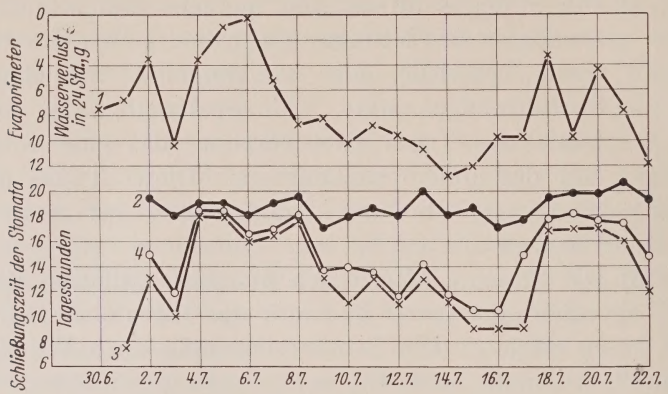

Abb. 41. Schließungszeit der Stomata im Vergleich mit der Wasserverdunstung bei der Buche 1928. Kurve *1* Verdunstung vom Evaporimeter. Die Kurven *2—4* stellen die Schließungszeit der Stomata dar bei jungen Buchen (Kurve *2*), bei den Wipfelblättern eines Schirmbaumes (Kurve *3*) und bei den Blättern einer windexponierten Buche (Kurve *4*).

Krone und teils aus dem Wipfel untersucht. Diese konnten mit einer Büchsflinte heruntergeschossen werden, was nach einiger Übung gut gelingt. Ferner wurde auch die Verdunstung mit einem Evaporimeter, das ungefähr 7 m über dem Boden angebracht war, untersucht. Die verdunstende Fläche im Evaporimeter war ein Berkeley-Filter (Diameter 1,7 cm Länge 5,5 cm). Das Evaporimeter wurde jeden Tag um 20 Uhr gewogen; der Gewichtverlust ist die gesamte Verdunstung in 24 Stunden. Die Untersuchungen wurden im Juli ausgeführt.

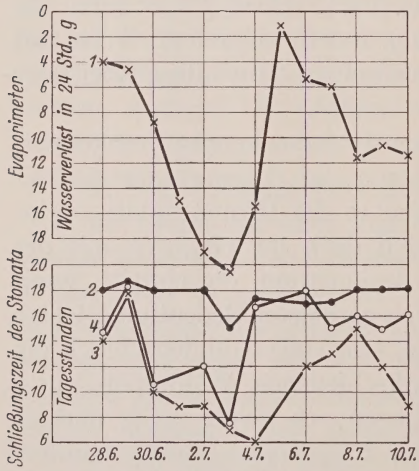

Abb. 42. Schließungszeit der Stomata im Vergleich mit der Wasserverdunstung bei der Buche 1930. Kurve *1* Verdunstung vom Evaporimeter. Die Kurven *2—4* stellen die Schließungszeit der Stomata dar bei jungen Buchen (Kurve *2*), bei den Wipfelblättern eines Schirmbaumes (Kurve *3*) und bei einer Bestandesbuche (Kurve *4*).

Die Ergebnisse der Untersuchungen waren die folgenden: Bei Lichtblättern aus dem Wipfel von jungen Eschen (Höhe 8 bis 10 m) waren die Stomata in feuchten Perioden sowohl bei Tag wie bei Nacht vollkommen offen; sie

gehörten somit zu dem ersten von den oben aufgestellten Typen. In trockenen Perioden waren sie nachts geschlossen.

Der Einfluß der klimatischen Verhältnisse auf die tägliche Öffnungsweite der Stomata bei Buche ist in den Abb. 41 und 42 dargestellt. Die obere Kurve stellt die Verdunstung vom Evaporimeter dar. Die Zahlen der Ordinatenachse bedeuten Gramm verdunstetes Wasser in 24 Stunden. In den unteren Kurven ist der Zeitpunkt der Schließung der Stomata bei Buchen von verschiedenen Standorten dargestellt. In beiden Abbildungen ist das Verhalten der Stomata während einer Trockenperiode zur Darstellung gebracht.

Bei Lichtblättern von jungen Buchen (2 bis 3 m) waren die Stomata in der Untersuchungsperiode am Tag offen und nachts geschlossen. Wie aus Abb. 43, *1* hervorgeht, öffnen die Stomata sich zwischen 4—5 Uhr morgens. Die Öffnungsweite ist während des Tages ungefähr konstant und beträgt etwa 2, und die Schließung tritt ziemlich plötzlich ein zwischen 16 und 18 Uhr. Die Zeitdauer der Schließung war, wie aus der Abb. 41, *2* und 42, *2* hervorgeht, ziemlich unabhängig von den klimatischen Bedingungen. Auch während einer kürzeren Trockenperiode vermögen die Stomata der jungen Buchen sich den ganzen Tag offen zu halten.

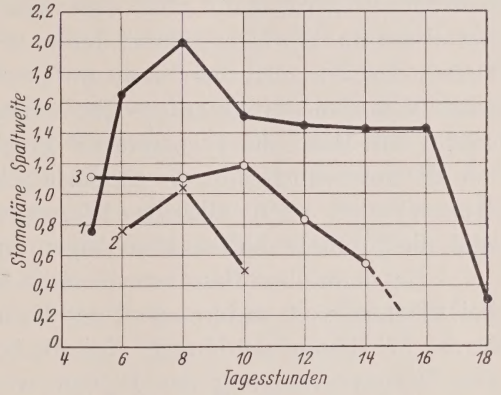

Abb. 43. Die Öffnungsbewegungen der Stomata am 2. Juli 1930 bei jungen Buchen (Kurve *1*), bei den Wipfelblättern eines Schirmbaumes (Kurve *2*) und bei einer Bestandesbuche (Kurve *3*). Ziemlich starker Wind und Sonnenschein.

Lichtblätter von alten Buchen verhalten sich in ganz anderer Weise. Wir betrachten erst die stomatäre Öffnungsweite bei einer alten, freistehenden Buche, die als Schirmbaum in geschützter Lage von Jungwuchs umgeben stand. Es zeigte sich, daß die Stomata bei dieser alten Buche sich selten so stark öffneten wie bei den jungen Buchen, besonders war aber der Zeitraum, in dem die Stomata offen waren, bedeutend kürzer. Die Öffnung begann früh morgens um 4—5 Uhr, im günstigsten Fall schlossen sie sich dann wieder um 16—17 Uhr nachmittags, nicht selten aber schon um 12 Uhr und bisweilen schon um 8 Uhr morgens. Wenn die Stomata

einmal geschlossen sind, öffnen sie sich nicht wieder an demselben Tag; sie gehören somit zu dem Typus 3 b. In Abb. 43, *2* ist der Gang der Öffnungsbewegungen im Laufe eines Sonnentages dargestellt.

Die Einwirkungen der klimatischen Bedingungen auf die tägliche Öffnungszeit der Stomata bei der Schirmbuche ist in Abb. 41, *3* und 42, *3* dargestellt. Wie es scheint, ist die Zeit der Schließung vorzugsweise durch die Größe der Verdunstung bestimmt; je größer diese ist, um so früher schließen sich die Stomata. Wenn somit nach einer Periode mit Sonnenschein, in der die Stomata sich sehr frühzeitig schließen, der Himmel bewölkt und die Verdunstung vermindert wird, kann dies eine Verlängerung der Öffnungszeit der Stomata bewirken, auch dann, wenn es nicht geregnet hat. Durch das Wurzelsystem kann im Laufe von 24 Stunden eine gewisse Wassermenge hinaufgesogen werden. Wenn nun bei Sonnenschein und Wind die Transpiration groß ist, sinkt der Wassergehalt der Blätter schnell und die Stomata schließen sich; bei bedecktem Himmel aber reicht dieselbe Wassermenge für längere Zeit aus, und die Stomata halten sich länger offen.

Bei demselben Baum wurde auch die Öffnungszeit der Stomata bei Blättern vom unteren Teil der Krone untersucht; die Stomata waren bei diesen viel länger offen als bei Blättern aus dem Wipfel. Die Wasserversorgung der Blätter wird mit zunehmender Höhe über den Boden erschwert.

Bei einer Buche aus einem geschlossenen 100jährigen Buchenbestand verhielten die Stomata von den Blättern des Wipfels sich prinzipiell in derselben Weise wie bei der oben erwähnten Schirmbuche (vgl. Abb. 42, *4*); es ist aber unverkennbar, daß die Öffnungszeit der Stomata länger ist als bei der freistehenden Buche.

Endlich wurde auch die stomatäre Öffnungsweite bei Buchen, die dem Winde exponiert waren, untersucht. Wenn man in die westliche Randzone eines dänischen Buchenwaldes hinausgeht, ist das Aussehen der Bäume häufig sehr schlecht. Die Baumkronen sind nur schwach entwickelt; die Stämme sind mit Wasserreisern bedeckt, viele Äste sind abgestorben, die Blätter haben ein welkes, trockenes Aussehen, und der Zuwachs ist offenbar nur klein. Ich hatte früher vermutet, daß die Stomata der Blätter bei solchen Bäumen tagsüber geschlossen seien, und daß deswegen der Zuwachs so gering ist. Als wir aber die Frage näher untersuchten, zeigte sich bald, daß die Sache sich ganz anders verhielt. Ein Vergleich zwischen den Kurven *3* und *4* in Abb. 41 zeigt unmittelbar,

daß die Stomata der windexponierten Buchen sich ein wenig länger offen halten als bei der zuerst erwähnten Schirmbuche. Der Unterschied ist jedoch nicht groß. Und wenn man sich die Sache überlegt, ist es recht einleuchtend, daß die Assimilation bei ständig geschlossenen Spaltöffnungen so niedrig sein müßte, daß die Buchen kaum leben könnten.

Die Ursache des geringen Zuwachses im Waldsaume ist somit nicht in dem Verhalten der Stomata begründet, sondern muß anderswo gesucht werden. Es fällt nun unmittelbar in die Augen, daß das Blattareal im Verhältnis zum Bodenareal im Innern des Waldes weit größer ist als in der Randzone. Diese Aussage vermag ich zwar nicht mit Zahlen zu belegen. Der Unterschied zwischen der lichten Randzone und dem dunklen Innerwald ist aber so groß, daß er nicht bezweifelt werden kann. Selbst wenn daher die Transpiration pro Blattflächeneinheit in der Randzone größer sein wird, reicht wegen der geringeren Blattoberfläche die Wasserversorgung aus, um die Stomata ebenso lange offen zu halten wie bei den besser geschützten Bäumen. Wegen der geringen Blattfläche bleibt aber der Zuwachs hinter dem Normalen zurück.

Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Öffnungsdauer der Stomata bei der Buche lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

1. Die Wasserversorgung wird mit der Höhe der Blätter über dem Boden erschwert. Die Stomata im unteren Teil der Krone halten sich daher länger offen als bei den Blättern aus dem Wipfel (doch spielt in dieser Beziehung die mehr geschützte Lage der unteren Blätter gewiß auch eine nicht zu unterschätzende Rolle).

2. Die Stomata öffnen und schließen sich nur einmal im Laufe des Tages. Die Öffnungsdauer der Stomata ist in hohem Grade durch die klimatischen Verhältnisse bedingt. Je stärker die Verdunstung ist, um so früher schließen sich die Stomata. Es können doch in dieser Beziehung große Unterschiede zwischen den verschiedenen Waldtypen bestehen, was sehr anschaulich aus Abb. 43 hervorgeht. An einem Sonnentage betrug bei jungen Buchen die Öffnungsdauer und damit auch die Assimilationsdauer etwa 19 Stunden, bei der Buche aus geschlossenem Bestande etwa 8 Stunden, und bei der Schirmbuche nur 2—3 Stunden.

Stålfelt[1]) hat die Frage aufgeworfen, ob vielleicht Waldbäume bezüglich ihres Blattareals überkompensiert sein können

[1]) Skogshøgskolans Festskrift Stockholm 1928, S. 818.

in dem Sinne, daß die Wasserversorgung der Blätter ungenügend ist, so daß die Stomata sich schließen müssen. Er hat versucht, einen Baum teilweise zu entlauben und fand, daß dann die prozentuale Öffnungsweite der Stomata vergrößert wurde[1]). Ich möchte hierzu bemerken, daß es im allgemeinen eine sehr schwierige Frage sein wird, zu entscheiden, ob eine Überkompensation vorliegt oder nicht. Ein Blattareal, das in feuchten Jahren vielleicht zu klein ist, kann in trockenen Jahren zu groß sein, so daß man bei einer partiellen Entlaubung eine höhere Stoffproduktion erhalten würde. Die Größe des Blattareals muß auf die Wasserversorgung in einem Durchschnittsjahr eingestellt sein. Daß eine Überkompensation vorliegt, kann man mit Sicherheit nur behaupten, wenn das Blattareal so groß ist, daß die Stomata selbst in einem feuchten Jahr sich nicht offen halten können. Ich möchte glauben, daß bei Waldbäumen im allgemeinen keine Überkompensation vorkommt, weil die Bäume imstande sind, das Blattareal zu regulieren (vgl. die oben erwähnten Untersuchungen über die Stomata bei windexponierten Buchen). Ausgeschlossen ist es aber nicht, daß man durch gewisse Kulturmaßnahmen ein übermäßig großes und unvorteilhaft disponiertes Blattareal hervorbringen kann. Die maximale Blattfläche ist nicht immer notwendigerweise auch die optimale[2]). Es ist wohl möglich, daß man durch eine zu starke Etagierung im Walde bewirken kann, daß die herrschenden Bäume zwar Licht, aber zu wenig Wasser bekommen, während die übrigen Bäume zwar genügend Wasser, aber zu wenig Licht empfangen. Es gilt eben dafür zu sorgen, daß sowohl Licht wie Wasser den herrschenden Bäumen zur Verfügung gestellt wird. Es wäre zu untersuchen, ob z. B. der Plenterwald immer dieser Forderung genügt.

---

[1]) Vielleicht läßt sich ein Versuch von Hartig (Holzuntersuchungen, Altes und Neues 1901, p. 19) in derselben Weise erklären.

[2]) Dies wurde schon bei der Besprechung der Stoffproduktion auf den Eschenprobeflächen hervorgehoben.

E. Die Beziehung zwischen Stoffproduktion und edaphischen Faktoren.

Die edaphischen Faktoren umfassen nach der S. 3 gegebenen Definition alle die Bodeneigenschaften, die die Pflanzenproduktion überhaupt beeinflussen. Wir beschränken uns jedoch hier ausschließlich auf die Bedeutung der Mineralstoffe. Die Beziehungen zwischen Phosphatkonzentration und Stoffproduktion ist schon in Abschnitt B besprochen worden; sie kann durch die Kurve in Abb. 1 dargestellt werden. Ähnliche Kurven erhält man auch für die Wirkung der übrigen Nährstoffe auf die Stoffproduktion.

Man hat versucht, mathematische Annäherungsformeln für solche Ertragskurven darzustellen (vgl. namentlich das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren von MITSCHERLICH-BAULE). Bekanntlich liegt über diese Fragen eine sehr umfassende Literatur vor, auf die ich nicht eingehen möchte[1]). Wie oben bemerkt, können solche mathematischen Formeln vielleicht praktisch brauchbar sein; sie vermögen aber nicht zu erklären, in welcher Weise die Pflanzenproduktion durch Mangel an einem bestimmten Nährstoff beeinflußt wird.

Eine Analyse der Wirkung von Stickstoffmangel auf die Stoffproduktion von Sinapis alba ist jüngst von D. MÜLLER ausgeführt worden[2]). Er kultivierte die Versuchspflanzen in Wasserkultur in Gläsern mit 1 l Nährlösung. Jede vollgedüngte Pflanze hatte 0,17 g N zur Verfügung, jede stickstoffbedürftige nur 0,0085 g N. Die Wirkung des Stickstoffmangels war sehr augenfällig. Die normalen Pflanzen enthielten nach 46 Tagen durchschnittlich 2,73 g Trockensubstanz, die stickstoffbedürftigen dagegen nur 0,35 g.

Nach D. MÜLLER bieten sich zur Erklärung der Verminderung der Trockensubstanzproduktion bei Stickstoffmangel folgende vier Möglichkeiten dar:

1. Die Respirationsintensität der Pflanzen kann durch Stickstoffmangel vergrößert werden.

2. Die Öffnungsweite oder Öffnungsdauer der Stomata kann durch Stickstoffmangel vermindert werden.

3. Die CO_2-Assimilationsintensität kann durch Stickstoffmangel herabgesetzt werden.

[1]) Eine zusammenfassende Darstellung findet sich bei BORESCH: Über Ertragsgesetze bei Pflanzen. Ergebn. d. Biol. IV, 130, 1928.

[2]) MÜLLER, D., Planta 16, 1, 1932.

4. Das Verhältnis $\frac{\text{Wurzel + Stengel (Trockensubstanz)}}{\text{Blattareal}}$ kann durch Stickstoffmangel vergrößert werden.

Die Respirationsintensität war bei normalen und stickstoffbedürftigen Pflanzen ungefähr dieselbe, und auch mit Rücksicht auf die stomatäre Öffnungsweite wurde keine sichere Differenz konstatiert. Dagegen war die maximale Assimilationsintensität bei Stickstoffmangel um etwa 50% vermindert worden: bei normalen Pflanzen betrug sie bei 20° 12—12,5 mg CO_2 pro 50 cm² und Stunde, bei den stickstoffbedürftigen nur 6—6,5 mg.

Dieser Unterschied ist zwar groß, aber immerhin ist die bei den stickstoffbedürftigen Pflanzen gefundene Assimilationsintensität im Vergleich mit derselben Größe bei vielen anderen Pflanzen recht bedeutend und sollte eine ausgiebige Trockensubstanzproduktion ermöglichen können. Die Verminderung der Assimilationsintensität kann darum nicht die alleinige Ursache der verminderten Trockensubstanzproduktion sein.

Untersucht man aber die Größe des Quotienten

$$\frac{\text{Wurzel + Stengel, Trockensubstanz}}{\text{Blattfläche}},$$

so findet man einen großen und sehr charakteristischen Unterschied. Bei den normalen Pflanzen ist der Trockensubstanzgehalt des Stengels und der Wurzel durchschnittlich 1,67 g und die Blattfläche 343 cm², bei den stickstoffbedürftigen Pflanzen waren die entsprechenden Zahlen 0,27 g und 18,5 cm². Berechnet man den Wert des obengenannten Quotienten, so erhält man im ersten Fall auf 50 cm² Blattfläche einen Trockensubstanzgehalt von 0,244 g, im zweiten Fall 0,73 g. Die letzte Zahl ist beinahe 3mal so groß wie die erste. Dies ist von sehr großer Bedeutung.

Wie oben geschildert wurde, werden die Assimilationsprodukte bei Sinapis während der vegetativen Phase zur Bildung von neuen Blättern verwendet, und die Entwicklung verläuft daher progressiv. Diese Phase dauert bei normalen Pflanzen ziemlich lange; erst, wenn eine große Blattfläche gebildet ist, hört die Blattbildung auf und die Blütenbildung setzt ein. Die Wirkung des N-Mangels äußert sich nun in einer sehr frühzeitigen Umschaltung von der vegetativen zur floralen Phase, so daß nur ein ganz mangelhaftes Assimilationssystem ausgebildet wird, und eben deshalb ist das Verhältnis zwischen den Achsenorganen und der Blattfläche bei N-Mangel besonders groß.

Tabelle 21.

Analyse der täglichen Stoffproduktion bei normalen und stickstoffbedürftigen Pflanzen, die etwa einen Monat alt waren.

	Normale Pflanzen	Stickstoffbedürftige Pflanzen
Gesamttrockensubstanz, g (Stengel + Wurzel + Blätter)	2,59	0,418
Blattoberfläche, cm^2	361	21
Bruttoproduktion pro Tag, mg Stärke	757,5	23,7
Stärkeverlust, mg, pro Tag durch Respiration in den Achsenorganen	41,5	9,7
Nettoproduktion pro Tag, mg Stärke	716	14,0
Tägliche prozentuale Produktion an Trockensubstanz	27,6	3,3

Der Unterschied in der Arbeitsweise der normalen und stickstoffbedürftigen Pflanzen geht aus Tabelle 21 hervor. In Übereinstimmung mit dem oben gesagten sieht man aus der Tabelle, 1. daß die Bruttoproduktion bei den stickstoffbedürftigen Pflanzen sehr klein ist, nicht nur absolut, sondern auch im Verhältnis zum Trockensubstanzgehalt der Pflanze, und 2. daß bei Stickstoffmangel ein viel größerer Teil der Bruttoproduktion durch die Respiration der Achsenorgane verloren geht, weil in diesem Falle das Verhältnis dieser Organe zum Blattareal besonders groß ist. Bei den normalen Pflanzen geht täglich 5,5% der Bruttoproduktion durch Respiration verloren, bei den stickstoffbedürftigen dagegen 40,9%. Diese beiden Ursachen bewirken, daß die Nettoproduktion bei den stickstoffbedürftigen Pflanzen nur klein wird.

F. Die Beziehungen zwischen Stoffproduktion und pathogenen Faktoren.

Auch über diese Probleme ist ziemlich wenig zu sagen, aber viel zu untersuchen. Wir beschränken uns auf die Wiedergabe der Ergebnisse einer Untersuchung über rollkranke Kartoffeln, die von D. Müller[1]) angestellt sind.

Es zeigte sich, daß die Öffnungsweite der Stomata, wie auch früher gefunden wurde, bei rollkranken Blättern der Sorte „Magnum bonum" kleiner war als bei gesunden Blättern. Der Unterschied war jedoch nicht groß und wird wahrscheinlich die Stoffproduktion nur in sehr beschränktem Maße beeinflussen können.

[1]) Müller, D., Planta 16, 10, 1932.

Die Respirationsintensität der rollkranken und gesunden Blätter war pro Arealeinheit ungefähr dieselbe.

Dagegen war die Assimilationsintensität der rollkranken Blätter selbst, wenn die Stomata weit geöffnet waren, stark herabgesetzt. Die maximale Assimilationsintensität war für gesunde Blätter 7 mg CO_2 pro 50 cm^2 und Stunde, für rollkranke Blätter dagegen nur 2—2,5 mg CO_2. Der Wert des Quotienten maximale Assimilation: Respiration ist bei gesunden Blättern 7,3, bei rollkranken dagegen nur 2,2—2,8.

In dem kleinen Unterschied zwischen maximaler Assimilation und Respiration dürfte die Ursache der verminderten Stoffproduktion bei rollkranken Kartoffelpflanzen in erster Linie zu suchen sein.

Wenn man nun weiter fragt, warum die Assimilationsintensität durch die Rollkrankheit so stark beeinflußt wird, so läßt sich diese Frage vorläufig nicht beantworten. Durch die Untersuchungen von Artschwager und Neger[1]) wurde nachgewiesen, daß die Rollkrankheit eine Stauung von Stärke in den Blättern verursacht, weil die Ableitung durch Phloemnekrose vermindert ist. Diese Stärkestauung ist aber, wie D. Müller nachgewiesen hat, nicht die Ursache der verminderten Assimilationsintensität. In rollkranken Blättern, die durch Verdunklung in 50 Stunden ihre Stärke verloren hatten, war die Assimilationsintensität nämlich nicht höher als in den stärkegefüllten. Die Ursache der Verminderung der Assimilationsintensität durch die Rollkrankheit wird darum wahrscheinlich in einer Schädigung des Assimilationsapparates selbst zu suchen sein.

---

[1]) Artschwager, E., Journ. Agric. Research 15, 559, 1918 und Neger, F., Zschr. f. Pflanzenkrankheit 29, 27, 1919.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Nährstoffaufnahme der Pflanze

Von

Dr. **Henrik Lundegårdh**
Professor in Stockholm

Mit 79 Abbildungen im Text und 5 Tafeln
VIII, 374 S. gr. 8° 1932 Rmk 20.—, geb. 22.—

Inhalt: I. **Einleitung.** / II. **Methoden für die Untersuchung der Nahrungsaufnahme der Pflanze und des Nährstoffgehaltes des Bodens und des Wassers.** 1. Methoden der Wasser- und Gefäßkulturen. 2. Die Photothermostaten und andere Vorrichtungen für die Aufstellung der Wasserkulturen. 3. Gefäßkulturen. Vorbereitungen zur chemischen Analyse. 4. Chemische Analysenmethoden. 5. Registrierung des Wachstums von Keimlingen. 6. Die Bestimmung der Kohlensäureaufnahme der Blätter. / III. **Permeabilität und Stoffaufnahme.** Ionenantagonismus. / IV. **Die Salzaufnahme der jungen Pflanze.** 1. Die Kaliumaufnahme des jungen Weizens. 2. Die Aufnahme und Abgabe von Ionen durch die Wurzel. 3. Die gegenseitige Wirkung der Ionen bei der Aufnahme. 4. Schlußfolgerungen auf die Aufnahmemechanik. / V. **Salzaufnahme und Wachstum in späteren Entwicklungsstadien und die Verteilung der Kationen in der Pflanze.** 1. Allgemeiner Typus der Trockengewichtszunahme bei steigenden Mengen Kalium, Nitrat und Phosphat in dem Substrat. 2. Die Quotienten K:Ca und Mg:Ca. 3. Die Aschenbestandteile in Samen und Wurzeln. 4. Die Serien aus dem Jahre 1929 auf Quarzsand mit und ohne Kalk- oder Humuszusatz und mit Variation von verschiedenen Nährsalzionen. / VI. **Die Bedeutung von Kolloiden in dem Nährsubstrat für die Salzaufnahme und das Wachstum.** VII. **Die Salzaufnahme als kolloidchemischer Vorgang.** 1. Allgemeine Eigenschaften kolloidaler Trennungsschichten. 2. Ladung, Größe und Hydratation der Ionen und ihre Bedeutung für die Membrandurchlässigkeit. 3. Adsorption und Quellung. 4. Bodenkolloide in Analogie mit Protoplasmakolloiden. 5. Die Bedeutung balancierter Lösungen. 6. Die energetische Seite der Salzaufnahme. 7. Ionenpermeabilität und Ionenaustausch. 8. Schlußbetrachtungen und Zusammenfassendes. / VIII. **Die Dörrfleckenkrankheit und ähnliche nichtparasitäre Krankheiten des Hafers,** ihre Ursachen und die Mittel zu ihrer Bekämpfung. 1. Die Kalimangelkrankheit. 2. Die Dörrfleckenkrankheit, ihre Verbreitung und Ursachen. / IX. **Die Giftwirkung der Ionen.** / X. **Mineralstoffernährung und Kohlensäureassimilation.** / XI. **Die Aufnahme der Kohlensäure und die Wirkung verschiedener Kohlensäurekonzentrationen.** / Anhang. Autoren- und Sachregister.

Der Verfasser bringt hier den Nachweis für die Anwendbarkeit der spektralanalytischen Methoden auf die Probleme der Nährstoffaufnahme und verwandte Fragen und beabsichtigt damit, das in den letzten Jahren erfreulicherweise im starken Aufschwung begriffene Interesse für exakte experimental-ökologische Forschung auch für das nähere Studium der bis jetzt nicht so ausgedehnt bearbeiteten edaphischen Wachstumsfaktoren zu fördern. Die Methoden sind im Laufe der Jahre in seinem Laboratorium entstanden und vielseitig erprobt worden (u. a. wurden etwa 30000 quantitative chemische Bestimmungen ausgeführt); sie werden hier zusammenhängend geschildert unter besonderer Berücksichtigung der quantitativen Spektralanalyse. Ferner wird neben der Vorführung der eigenen Ergebnisse eine Übersicht der Literatur über die grundlegenden physiologischen Fragen bezüglich der Stoffaufnahme gegeben und die grundlegenden kolloidchemischen Tatsachen und ihre Anwendung auf das vorgebrachte Tatsachenmaterial behandelt. Durch Berücksichtigung von eigenen und fremden Arbeiten über die Giftwirkung der Kationen und über die Kohlensäureaufnahme in Verbindung mit Assimilationsuntersuchungen hat der Verf. versucht, ein Bild von den Vorgängen der Stoffaufnahme zu entwerfen. Anknüpfungspunkte mit der landwirtschaftlichen Praxis bieten die im 8. Kapitel geschilderten Untersuchungen über „Mangelkrankheiten" der Kulturpflanzen, namentlich über die Dörrfleckenkrankheit, die als Störung der normalen Kationenaufnahme aufgefaßt wird.

Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben

Von

Dr. **Henrik Lundegårdh**

Professor in Stockholm

Zweite, verbesserte Auflage

Mit 129 Abbildungen im Text und 2 farbigen Karten

X, 480 S. gr. 8° 1930 Rmk 25.—, geb. 27.—*

Inhalt: 1. Einleitung und Historisches. / 2. Der Lichtfaktor. / 3. Der Temperaturfaktor. / 4. Der Wasserfaktor. / 5. Der Boden, seine Bildung und allgemeinen ökologischen Eigenschaften. / 6. Die physikalische Beschaffenheit und die Durchlüftung des Bodens. 7. Die chemischen Bodenfaktoren. / 8. Die Mikroorganismen des Bodens. / 9. Der Kohlensäurefaktor. / 10. Die leitenden Prinzipien der experimentell-ökologischen Forschung. — Karte 1: Verteilung der mittleren jährlichen Niederschlagsmenge über der Erde. Karte 2: Verbreitung der wichtigsten Formationstypen der Erde. — Autoren- und Sachregister. Verzeichnis der Pflanzennamen.

Prakt. Blätter der Bayer. Landesanstalt für Pflanzenbau. III, 11: Hier liegen grundlegende Forschungsergebnisse vor, die Probleme der Ökologie und der kausalen Pflanzengeographie zum Gegenstand haben und auf dem einzig zuverlässigen Wege des Experimentes, worin der Verfasser Meister ist, gewonnen worden sind. Ch.

Zeitschrift für Pflanzenernährung und Düngung. Bd. 8: . . . Auch wenn man in einigen Punkten anderer Meinung wie der Verfasser sein kann, so tut das dem Wert des Buches keinen Abbruch, dessen Lektüre dem Leser ohne Frage viele Anregungen und Belehrungen für seine Arbeiten gibt. . . . Lobend erwähnt werden muß die gute Ausstattung des Buches.
O. Lemmermann, Berlin-Dahlem.

Zeitschrift für Botanik. Bd. 18, Heft 6: . . . Man darf anerkennen, daß die Vielseitigkeit des Verfassers hier ein sehr erfreuliches Werk geschaffen hat, das eine empfindliche Lücke ausfüllt. . . . Walter Zimmermann.

Jahrb. der angew. Naturwissenschaften. Jahrg. 33 (1927): Der berühmte schwedische Pflanzenphysiologe schenkt uns mit diesem Buch eine musterhafte Leistung wissenschaftlicher Kleinarbeit. . . . August Schlatterer.

Der deutsche Forstwirt. 4. Dezember 1926: . . . das wichtigste Werk, das dem Forstmann seit langem von den Grundwissenschaften seiner Kunst geschenkt wurde.
Prof. Wolff, Eberswalde.

Von demselben Verfasser erschien früher:

Grundzüge einer chemisch-physikalischen Theorie des Lebens. V, 63 S. gr. 8° 1914 Rmk 2.—*

Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Ein Beitrag zur Pflanzenökologie und zur landwirtschaftlichen Düngungslehre. Mit 47 Abbild. im Text. VIII, 308 S. gr. 8° 1924 Rmk 8.—*

Die quantitative Spektralanalyse der Elemente und ihre Anwendung auf biologische agrikulturchemische und mineralogische Aufgaben. Mit 43 Abbild. im Text und 13 Tafeln. VI, 152 S. gr. 8° 1929 Rmk 18.—, geb. 20.—*

291745

Bo Boysen Jensen, Peter
B Die Stoffproduktion der Pflanzen

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU